ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 76

10

ОКТЯБРЬ

„НАУКА"
С.-ПЕТЕРБУРГСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1991

УДК 581.4 : 581.5 : 582.594.2

© 1991 г.

Л. В. Аверьянов

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ, БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ ОРХИДНЫХ (*ORCHIDACEAE*)

L. V. AVERYANOV. THE ORIGIN AND SOME EVOLUTIONAL, BIOLOGICAL AND ECOLOGICAL FEATURES OF THE ORCHIDS (*ORCHIDACEAE*)

На основе изучения преимущественно евразиатских представителей семейства выявлены и изложены основные предполагаемые пути эволюции плодов, семян и кариотипа в сем. *Orchidaceae*. Рассмотрены некоторые вопросы биологии и экологии орхидных. Высказаны предположения о месте и времени происхождения первичных видов семейства и его родственных связях.

В этой работе мы завершаем публикацию результатов сравнительно-морфологического исследования сем. *Orchidaceae* Juss. (Аверьянов, 1990а, б, 1991а—в), а также рассматриваем некоторые вопросы биологии, экологии и происхождения орхидных.

Эволюция плодов и семян

Завязь орхидных, состоящая из 3 плодолистиков (Brown, 1833; Swamy, 1948), в большинстве случаев 1-камерная с париетальной плацентацией, однако у ряда относительно примитивных родов сохраняется 3-камерная завязь с аксиальной плацентацией. Такая завязь отмечается (Dressler, 1983) у родов *Apostasia* Blume, *Neuwiedia* Blume (*Apostasioideae* Reichenb.), *Phragmipedium* Rolfe, *Selenipedium* Reichenb. f. (*Cypripedioideae* Lindl.), *Clematepistephium* Hallé, *Eriaxis* Reichenb. f., *Lecanorchis* Blume, *Palmorchis* Rodrigues (*Epidendroideae* Lindl.). Несмотря на распространенное мнение о первичности сочного плода в семействе орхидных, встречающегося у некоторых видов относительно примитивных родов (*Cyrtosia* Blume, *Neuwiedia*, *Palmorchis* Rodrigues, *Selenipedium* Reichenb. f., *Vanilla* Mill.), мы все же считаем исходным типом плода здесь сухую коробочку.[1] Характерным для орхидных является наличие в завязи огромного числа семязачатков. Семязачатки здесь анатропные, тенуинуцеллятные, обычно битегмальные, очень редко (*Epipogium* Borkh., *Gastrodia* R. Br., *Paphiopedilum* Pfitz.) унитегмальные (Rasmussen, 1985).[2] Завязь у большинства орхидей на время функционирования цветка скручивается на 180°.[3] Адаптивное значение этого явления, называемого ресупинацией цветка, не совсем понятно, хотя в результате скручивания завязи губа занимает нижнее положение, более удобное для посадки возможных опылителей.[4] Иногда в ресупинации цветка частично участвует и цветоножка, которая в большинстве случаев внешне сливается с завязью. Известны случаи значительного удлинения прямостоячей цветоножки при созревании плодов, что определенно способствует распространению семян у низкорослых наземных орхидей (*Corybas* Salisb., *Nervilia* Gaudich.). Нередко завязь и плод орхидных приобретают различные продольные кили, волнистые крылья или разнообразные выросты (*Dendrobium* Sw. sect. *Oxyglossum* Schlechter, *Lockhartia* Hook. f., *Maxillaria* Ruiz et Pavon), а в ряде случаев поверхность плода становится бородавчатой, пупырчатой и даже игольчатой. Изредка стерильная верхушка завязи некоторых орхидей образует более или менее длинный носик — так называемый куникулус. В огромном большинстве случаев плод орхидных — это сухая коробочка, раскрывающаяся 3 (6) продольными щелями. Однако у ряда примитивных представителей семейства встречаются мясистые нераскрывающиеся (*Selenipedium, Vanilla*) и даже сочные, ягодовидные (*Cyrtosia, Galeola* Lour., *Neuwiedia, Palmorchis*) плоды. Семена этих орхидных обычно сохраняют примитивное строение семенной кожуры. Иногда плоды некоторых видов семейства (*Erythrorchis*) удлиняются до 30 см дл., очень напоминая плоды макаронного дерева; в других случаях коробочки, оставаясь сферическими (или короткоцилиндрическими), достигают 5—6 см диам. (*Calanthe* R. Br., *Cymbidium* Sw.), заключая в себе, по-видимому, не менее миллиона семян. Внутри плодов эпифитных орхидных, особенно из подсемейства *Vandoideae* Endl., часто присутствуют гигроскопические разрыхляющие волоски, напоминающие капиллиций некоторых грибов. Они играют важную роль в разрыхлении и освобождении из коробочки огромного количества чрезвычайно мелких семян. В сем. *Orchidaceae* только представители примитивных родов *Apostasia, Epistephium* Kunth, *Galeola, Neuwiedia, Selenipedium* имеют семена с твердой оболочкой,[5] однако уже здесь намечается образование структур, позволивших в дальнейшем перейти к распространению семян исключительно ветром. Вся последующая эволюция семян орхидных была направлена на увеличение их парусности. Это выражается в крайнем упрощении строения семени, особенно зародыша,[6] и в то же время в формировании высоко специализированных структур, уменьшающих относительный удельный вес семени (Arditti et al., 1979, 1980a, b; Barthlott, Ziegler, 1981; Tohda, 1983; Averyanov, 1990b). Семя продвинутых орхидных состоит из очень маленького недифференцированного зародыша, окруженного однослойной цилиндрической, сферической, уплощенной, но чаще всего веретеновидной тестой, происходящей из наружного интегумента. Утолщенные антиклинальные стенки клеток тесты полностью или частично смыкаются между собой, образуя сетчатую структуру. Периклинальные стенки клеток, теряющих при созревании цитоплазму, обычно сливаются между собой, образуя тонкую мембрану, растянутую в ячеях этой «сетки». Периклинальные стенки имеют разнообразные вторичные утолщения,[7] а иногда специфические перфорации.

---

[1] Действительно, трудно представить, что плодолистики, слагающие завязь и плод, предварительно были сочными и мясистыми. Как и у представителей многих других семейств, изначально тонкие, кожистые плодолистики здесь, по-видимому, образуют сначала сухой плод, который в дальнейшем может становиться сочным или даже ягодовидным, что почти всегда является признаком его более высокой специализации.

[2] Женский гаметофит у орхидных большей частью Polygonum-типа, реже Allium-типа. Эндосперм обычно не образуется вовсе или развивается лишь до 2—12-ядерной стадии и затем отмирает (Rasmussen, 1985; Тахтаджян, 1987).

---

[3] Очень редко (для единственного представителя монотипного рода *Hammarbya* O. Kuntze — *H. paludosa* (L.) O. Kuntze) отмечается скручивание завязи даже на 360°, от чего губа вновь занимает свое первоначальное положение. При дальнейшем развитии завязи после отцветания она во всех случаях раскручивается обратно и вновь становится прямой.

[4] Нижнее положение губы цветка с нескручивающейся завязью может также достигаться пониканием цветоножки или цветоноса.

[5] Как адаптивно полезный признак твердая оболочка семени сохраняется и у высоко специализированных орхидных, перешедших к полуподземному образу жизни (*Rhizanthella* R. S. Rogers).

[6] В зрелых семенах большинства орхидных зародыш представляет собой округлое или овальное образование, состоящее из нескольких десятков недифференцированных клеток, более крупных на одном из его полюсов.

Главные пути специализации плодов и семян орхидных: 1) завязь 3-камерная с аксиальной плацентацией ⟶ завязь 1-камерная с париетальной плацентацией; 2) сухая коробочка ⟶ мясистый или ягодообразный плод; 3) завязь во время цветения прямая ⟶ завязь, скручивающаяся на 180°, ⟶ завязь, скручивающаяся на 360°; 4) завязь и плод с гладкой поверхностью ⟶ формирование на поверхности плода килей, крыльев, выростов, образование бородавчатой, пупырчатой и, наконец, игольчатой поверхности; 5) завязь без носика ⟶ завязь с носиком; 6) удлинение цветоножки при созревании плода; 7) образование внутри плода специальных разрыхляющих волокон; 8) плотная твердая оболочка семян ⟶ появление пленчатых воздушных придатков ⟶ видоизменение всей тесты в пленчатую трубчатую оболочку ⟶ уменьшение общего числа слагающих тесту клеток ⟶ формирование вторичных утолщений на периклинальных стенках тесты ⟶ формирование спиральных вторичных утолщений, образующих нити, способные прикрепляться к субстрату; 9) потеря зародышем семени всех дополнительных структур и редукция его до нескольких десятков недифференцированных клеток.

Эволюция кариотипа

Кариотип наиболее примитивных представителей орхидных (*Cypripedioideae, Cephalanthera* Rich., *Epipactis* Zinn., *Listera* R. Br. и др.) состоит из очень крупных, преимущественно метацентрических или субметацентрических, хромосом 20-30 мкм дл. (Duncan, 1959a; Аверьянов, 1977, 1979б; Аверьянов и др., 1982а, б; Okada, 1988). Общая тенденция морфологической эволюции хромосом в семействе состояла в уменьшении их размера. Поэтому у большинства орхидных хромосомы в метафазе представлены овальными или округлыми телами 1—2 мкм дл. без выраженной первичной перетяжки (Duncan, 1959a; Аверьянов, 1977, 1979б; Аверьянов и др., 1982а, б; Averyanov, 1990b). В кариотипе некоторых видов, например из рода *Listera*, нередко присутствует неопределенное число (от 0 до 9) небольших фрагментов, так называемых добавочных или В-хромосом (Аверьянов, 1979б; Аверьянов и др., 1982а, б; Аверьянов, Теплякова, 1984). Числа хромосом в сем. *Orchidaceae* изменяются в очень широких пределах: от 2n=10 до 2n=168,[8] однако большинство из этих наборов встречаются довольно редко. Первичным основным числом в сем. *Orchidaceae* мы считаем X=10, а кариотип с 2n=20, характерный, например, для большинства видов рода *Cypripedium* L., является, по нашему мнению, наиболее примитивным. Далее основная линия эволюции кариотипа орхидных заключалась в автополиплоидном изменении уровня плоидности до $2n=40$ (4X), $2n=80$ (8X) или даже до $2n=120$ (12X) и $2n=160$ (16X) При этом, если октоплоиды (8X), додекаплоиды (12X) и седецимплоиды (16X) нередко еще сохраняют черты полиплоидов,[9] то тетраплоиды (4X) совершенно стабилизируются и становятся функционально диплоидами, что приводит фактически к изменению основного числа хромосом всей этой филетической группы с $X=10$ на $X=20$. Тетраплоидный уровень генома оказался, по-видимому, наиболее перспективным, поскольку кариотипы с $2n=40$ встречаются среди орхидных наиболее часто (Duncan, 1959a). Параллельно становлению основных уровней плоидности на всех этих уровнях у орхидных идут активные процессы аневплоидной перестройки генома. Это привело к образованию многочисленных эволюционно полностью стабилизировавшихся кариотипов при выпадении (или приобретении) 2—6 или даже большего числа хромосом. Таким образом, в частности, появились кариотипы с наименьшим в семействе (Sinoto, 1962, 1969; Kugust, 1966; Dressler, 1981) числом хромосом $2n=10$ (X—5) и $2n=14$ (X—3) у видов рода *Psygmorchis* Dodson et Dressler (*Oncidium* Sw. s. l.) и наибольшим числом хромосом — $2n=168$ (8X+4) и $2n=162$ (8X+1) у видов родов *Oncidium* и *Catasetum* Rich. (Sinoto, 1962, 1969). Видимо, именно с аневплоидного стабилизировавшегося кариотипа $2n=48$ (2X+4) началась полиплоидная эволюция генома в подсемействе *Apostasioideae*: $2n=48 \longrightarrow 2n=96 \longrightarrow 2n=144$ (Larsen, 1969; Okada, 1988) при фактическом изменении основного числа с $X=10$ на $X=24$ (и значительном уменьшении размера хромосом по сравнению с первичным типом). Как автополиплоидные, так и анеуплоидные изменения кариотипа в виде редкого исключения обычно обнаруживаются у отдельных особей в популяциях конкретного вида (Аверьянов, 1977, 1979б; Аверьянов и др., 1982а, б; Аверьянов, Теплякова, 1984; Аверьянов и др., 1985),[10] что говорит о постоянно идущем «блуждающем» процессе эволюции генома. Особое место в эволюции орхидных играет процесс гибридизации, при котором сравнительно легко в природе (и особенно в культуре) образуется большое число не только межвидовых, но и межродовых гибридов (Lenz, Wimber, 1959; Dressler, 1981; Averyanov, 1990b). Нередко (часто при аллополиплоидной стабилизации) такие гибриды становятся вполне нормально жизнеспособными, что существенно расширяет потенциальные возможности эволюции семейства.

---

[7] Вторичные утолщения периклинальных стенок клеток тесты в семенах орхидных нередко очень разнообразны. В большинстве случаев, подобно скульптурированию пыльцы, они не имеют определенного адаптивного значения (Averyanov, 1990b). Хотя для высокоспециализированного эпифитного вида *Chiloschista lunifera* (Reichenb. f.) J. J. Smith показано наличие спиральных вторичных утолщений в клетках одного из полюсов семенной оболочки: при намокании зрелых семян эти спирали разрывают первичную оболочку клетки и раскручиваются, образуя длинные нити, что играет решающую роль в прикреплении семян к влажному субстрату (Barthlott, Ziegler, 1981; Rasmussen, 1985).

[8] Согласно обобщенным кариологическим данным (Duncan, 1959b; Хромосомные..., 1969; Tanaka, Kamemoto, 1984), имеющимся к настоящему времени лишь немногим более чем для 3% видов примерно из 15% родов орхидных, у представителей семейства зафиксированы следующие числа хромосом: 2n=10, 14—86, 92, 96—100, 108—114, 120, 122, 126, 132, 144, 150, 160, 162, 168. При этом нами сознательно здесь не учитывались многочисленные полиплоидные сорта декоративных орхидей, полученные экспериментально в условиях культуры, а также аномальные анеуплоидные формы, встречающиеся в природных популяциях некоторых видов орхидных как редкое исключение.

Симбиотические отношения

Характерной чертой биологии орхидных является наличие у них симбиотических связей с некоторыми почвенными или древоразрушающими грибами, осуществляющихся в форме эндотрофной микоризы, которая облигатным образом определяет нормальное развитие растений на ранних стадиях онтогенеза. Проникновение мицелия в ткани взрослого растения может происходить непосредственно через клетки эпидермы или веламена, однако обычно гифы первоначально инфицируют корневые или эпидермальные волоски, либо клетки суспензора прорастающего семени (Burgeff, 1959; Hadley,

---

[9] Нередко у таких форм в мейозе наблюдается образование поливалентов и других нарушений в дупликации и распределении хромосом между гаметами, что приводит к частичной стерильности растений, как это наблюдается, в частности, у октоплоидных (функционально тетраплоидных, с $2n=80$) видов рода *Dactylorhiza* Nevski (Heslop-Harrison, 1968). Растения же, имеющие кариотип с добавочным не кратным 2n набором хромосом (обычно гибриды), например гексаплоиды (функционально триплоиды, с $2n=60$) или *декаплоиды* (функционально пентаплоиды, с $2n=100$) всегда почти полностью стерильны (Heslop-Harrison, 1953; Аверьянов, 1979а; Averyanov, 1990b) из-за гибели гамет при неправильном распределении хромосом в мейозе.

[10] Появление полиплоидных форм можно объяснить либо полиспермией и оплодотворением диплоидных клеток зародышевого мешка, либо соматической полиплоидизацией на ранних стадиях онтогенеза (Hagerup, 1944, 1947; Аверьянов, 1979а; Averyanov, 1990b).

1982). В дальнейшем взаимоотношения гриба и хозяина обычно стабилизируются,[11] и развитие мицелия в тканях компенсируется его частичным перевариванием. Этот процесс у орхидных или характеризуется толипофагией (Burgeff, 1943), когда периодически переваривающийся мицелий в клетках хозяина фактически функционирует как пульсирующая внутриклеточная секреторная структура,[12] или реализуется в форме птиофагии (Burgeff, 1943), когда нити мицелия, попадая в клетки 1-слойного фагоцитного слоя ткани корня, отделяют от себя переваривающиеся участки — птиосомы, чем осуществляется фактически перенос вещества от гриба к растению.[13] Сразу за фагоцитным слоем, защищающим растение от заражения грибом, в корне лежит слой клеток, содержащих многочисленные крупные включения веществ, полученных, по-видимому, при переваривании мицелия. Степень инфицированности значительно изменяется на протяжении годичного цикла развития растения и резко уменьшается при потере корней, вновь восстанавливаясь при их отрастании (Dressler, 1981; Ramsay et al., 1986). Локализация эндофита в большинстве случаев наблюдается в корне[14] (Ramsay et al., 1986), значительно реже в подземном корневище (*Rhizanthella*), утолщенном основании стебля (*Pterostylis* R. Br., *Caladenia* R. Br.) или в подземной части черешка листа (*Nervilia*). Все надземные части и подземные запасающие органы орхидных, по-видимому, надежно защищены от заражения грибом присутствием специальных фитоалексинов, обладающих выраженной фунгицидной активностью (Hadley, 1982).[15] Определение микоризообразующих грибов долгое время было малорезультативным, а многочисленные их стерильные штаммы описывались авторами большей частью в рамках формального рода несовершенных грибов — *Rhizoctonia* Fries. Ряд их тем не менее дает в культуре совершенные стадии некоторых базидиальных грибов из порядков *Aphyllophorales* Rea (семейства *Ceratobasidiaceae* Martin — роды *Ceratobasidium* D. P. Rogers, *Oliveonia* Donk; *Corticiaceae* Herter — роды *Corticium* Fries, *Thanatephorus* Donk; *Hymenochaetaceae* Donk — род *Hymenochaete* J. H. Leveillé; *Polyporaceae* Corda — род *Fomes* Fries), *Agaricales* Clements (сем. *Tricholomataceae* van Overeem — роды *Armillariella* P. A. Karsten, *Marasmius* Fries), *Tremellales* Rea (сем. *Tremellaceae* Fries — род *Sebacina* L. R. Tulasne et C. Tulasne); *Tulasnellales* Rea (сем. *Tulasnellaceae* Juel — род

---

[11] Отклонением от нормы являются серьезные поражения растений симбиотическими грибами при ослаблении защитных сил организма и, наоборот, полное разрушение мицелия тканью хозяина, приводящее к резкому замедлению развития растения и даже его гибели.

[12] В условиях культуры при наличии в среде необходимых солей, сахаров, некоторых аминокислот, витаминов и других веществ семена орхидных способны прорастать и в отсутствие симбиотических грибов. Поэтому есть основания считать, что вещества, необходимые для прорастания семян орхидных и дальнейшего их развития и отсутствующие в естественной природной обстановке, синтезируются симбионтом и потребляются растением при переваривании клубков мицелия (так называемых пелотонов), заполняющих отдельные клетки специализированной фагоцитной ткани корня.

[13] Такой тип взаимоотношений среди орхидных в наибольшей степени характерен для наиболее крупных сапрофитных видов из родов *Cyrtosia*, *Erythrorchis*. Перенос органических веществ со стороны гриба, связанного в свою очередь с автотрофными древесными растениями, очевидно, и дает возможность этим бесхлорофильным орхидеям накопить огромную вегетативную массу. В таком тройном симбиозе комменсализм, по-видимому, определенно сдвинут в сторону паразитизма со стороны гриба и орхидеи.

[14] Наибольшая степень инфицированности мицелием наблюдается в корнях сапрофитных наземных видов. Воздушные корни большинства эпифитных орхидей, напротив, обычно лишены микоризы и только иногда очень слабо инфицированы в местах их контакта с субстратом (Hadley, 1982).

[15] Вещества этого типа — орхинол и хирцинол — выделены соответственно из *Orchis militaris* L. и *Loroglossum hircinum* (L.) Rich. и изучались рядом авторов (Urech et al., 1963; Arditti, 1966, 1979; Fisch et al., 1973; Stoess, Arditti, 1984).

Tulasnella J. Schroeter) и др. (Burgeff, 1959; Warcup, 1975; Hadley, 1982).[16] Некоторые из этих грибов хорошо известны как широко распространенные разрушители живой и мертвой древесины.[17] Другие являются высоко вирулентными агентами, патогенными для многих других растений.[18] По-видимому, все микоризообразующие грибы орхидных способны существовать в природе независимо от своих обычных хозяев, ведя сапрофитный или паразитический образ жизни и имея при этом очень широкое распространение (Hadley, 1982). Предположение о строгой видоспецифичности гриба-микоризообразователя и орхидеи (Burgeff, 1936; Warcup, 1971, 1973) не находит четкого подтверждения (Curtis, 1939; Harvais, Hadley, 1967).[19] Наличие специальных гистологических структур и физиологических механизмов, осуществляющих контроль за развитием патогенных грибов в тканях хозяина, говорит о большой древности симбиотических отношений, которые были свойственны, видимо, уже предковым формам сем. *Orchidaceae.*

Экологические особенности

Экологически орхидные очень лабильны и в настоящее время встречаются почти повсеместно в самых разнообразных местообитаниях, за исключением пустынь. Однако первоначально они были, по-видимому, приурочены к тенистым или светлым достаточно влажным лесам и не имели никаких специальных запасающих органов. В огромном своем большинстве виды сем. *Orchidaceae* и сейчас остаются мезофильными растениями влажных местообитаний (замшелые леса, моховые болота, сырые луга и тому подобное).[20] Отдельные виды орхидей иногда переходят даже к прибрежно-водному обитанию (*Arundina chinensis* Blume, *Epipactis flava* Seidenf., *Goodyera procera* (Ker-Gawl.) Hook.). Благодаря же формированию подземного клубня или стеблекорневого тубероида большое число видов орхидей перешло к эфемероидному образу жизни, успешно освоив засушливые области Средиземья, Южной Африки и Австралии (*Orchidoideae*). В условиях достаточного увлажнения орхидные часто поселяются в трещинах скал или на замшелых выходах горных пород, а в тропических странах большинство видов семейства переходит от наземного и наскального обитания к эпифитному образу жизни.[21] Здесь орхидные часто оказываются пионерами, осваивая необычный субстрат сразу вслед за водорослями и лишайниками (Мартин, 1980). По степени специализации эти орхидеи нередко подразделяются на гумусовые эпифиты, требующие для своего развития наличия почвенного слоя, образующегося в развилках крупных стволов деревьев; коровые эпифиты, поселяющиеся среди мхов и лишайников на крупных ветвях и стволах деревьев с морщинистой грубой корой, имеющей глубокие выемки и трещины; ветковые эпифиты, прикрепляющиеся к небольшим ветвям с молодой, часто совершенно гладкой корой, тонким веточкам и даже к многолетним вечнозеленым кожистым листьям. К 1-й группе относятся обычно наиболее крупные орхидеи (*Cymbidium*, *Grammatophyllum* Blume, некоторые виды рода *Paphiopedilum*). Многие из них встречаются также и на обрывистых скалах. Большинство эпифитных орхидей относится ко 2-й группе. Наиболее обычны они в тропических туманных горных криволесьях. Из-за постоянной высокой влажности почва, стволы и ветви низкорослых деревьев в таких местообитаниях почти целиком покрыты подушками многочисленных мхов, и различия между эпифитным и наземным обитанием почти стираются.[22] Видимо, такие сообщества оптимальны для большинства орхидных, поскольку именно здесь наблюдается их максимальное обилие и разнообразие. К последней группе относятся большей частью мелкие карликовые орхидеи, обитающие в вершинах крон крупных деревьев тропического леса (*Bulbophyllum* Thouars, *Chiloschista* Lindl., *Cleisostoma* Blume, *Thrixspermum* Lindl., *Taeniophyllum* Blume и др.).

---

[16] Так, например, наиболее известные виды рода *Rhizoctonia* оказываются стерильными стадиями *Ceratobasidium cornigerum* (Bourd.) D. P. Rogers (=*Rhizoctonia goodyerae-repentis* Costantin et Dufour), *Tulasnella calospora* (Bourd.) Juel (=*Rhizoctonia repens* Bernard), *Thanatephorus cucumeris* (Frank) Donk (=*Rhizoctonia solani* Kühn) и т. д. (Hadley, 1982).

[17] Среди них всем известный опенок осенний *Armillariella mellea* (Fries) P. A. Karsten, трутовик *Fomes* sp. и некоторые другие *Hymenochaete* sp.

[18] Это прежде всего *Thanatephorus cucumeris* (Frank) Donk (*Rhizoctonia solani* Kühn), вызывающий поражения листьев и стеблей картофеля, люпина, капусты, сахарной свеклы, хлопчатника и многих других травянистых растений.

[19] Экспериментально, например, показано, что штаммы некоторых космополитных грибов-микоризообразователей, выделенные из почвы в пунктах, лежащих далеко за пределами ареала конкретного вида орхидеи, способны обеспечивать нормальное прорастание семян и развитие ее проростков (Hadley, 1970).

[20] В большинстве случаев корневище и основная часть корневой системы растений тем не менее всегда располагается выше среднего уровня грунтовых вод в хорошо аэрируемых условиях (Dressler, 1981).

[21] Известной «преадаптацией», способствующей массовому переходу орхидных различных филетических линий к эпифитному образу жизни, явилось наличие уже у наземных представителей семейства гигроскопического веламена на корнях; специальных суккулентных органов, запасающих влагу; образование мелких летучих семян и многих других особенностей, оказавшихся очень полезными растению при столь необычном образе жизни.

Давно оставлено предположение о прямом паразитизме орхидных. Однако некоторые современные данные (Ruinen, 1953; Johansson, 1977) говорят о возможности частичного внедрения мицелия микоризообразующих грибов орхидных в живые ткани дерева-хозяина. Таким образом, орхидные, возможно, в отдельных случаях опосредованно могут использовать некоторые питательные вещества своих форофитов. Этим отчасти может объясняться известная приуроченность некоторых эпифитных орхидей к определенным видам древесных растений (Went, 1940; Dressler, 1981). Определенное значение при этом имеют, видимо, также фактура коры хозяина и ее химический состав, иногда препятствующий развитию симбиотических грибов и затрудняющий прорастание семян эпифитов. В центральном Вьетнаме, например, наибольшее число эпифитов несут крупные деревья первого яруса из родов *Camellia* L. (*Theaceae* D. Don), *Elaeocarpus* L. (*Elaeocarpaceae* DC.), *Lithocarpus* Blume, *Castanopsis* (D. Don) Spach (*Fagaceae* Dumort.), в то время как деревья из семейств *Euphorbiaceae* Juss., *Moraceae* Link., а также большинство голосеменных почти полностью лишены эпифитной растительности.

Нередко в крупных «гнездах» эпифитных видов орхидей (*Acriopsis javanica* Blume, *Dendrobium crumenatum* Sw. и др.) поселяются жалящие муравьи, привлекаемые маслянистыми семенами растения и защищающие его от многочисленных вредителей (Dressler, 1981). Кроме этого, жизнедеятельность муравьев восполняет в какой-то мере резкий дефицит в минеральном питании растения при эпифитном образе жизни. Этому же служит образование корнями ряда эпифитных видов из родов *Ansellia* Lindl., *Cyrtopodium* R. Br., *Grammatophyllum*, *Graphorkis* Thouars и других подобия «корзинок», задерживающих влагу и разлагающиеся растительные останки (Dressler, 1981).

В сем. *Orchidaceae* особо выделяется сравнительно небольшая группа пионерных наземных видов, предпочитающих местообитания с нарушенным почвенным покровом. В тропической Азии это виды рода *Spathoglottis* Blume, *Arundina graminifolia* (D. Don) Hochr., *Phaius tankervilleae* (L'Her.) Blume, *Spiranthes sinensis* (Pers.) Ames; в Америке — *Peristeria alata* Hook.,

---

[22] Именно к этой группе, по нашему мнению, относятся некоторые вторичноназемные бульбообразующие орхидные умеренной зоны Северного полушария (*Calypso bulbosa* (L.) Oakes, *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze, *Liparis loeselii* (L.) Rich., *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. и некоторые другие), флорогенетически неразрывно связанные с моховыми сообществами тропических высокогорий.

Epidendrum calanthum Reichenb. f., *E. ibaguense* Lindl., *E. radicans* Lindl., *E. secundum* Jack.; в Африке, на Мадагаскаре и Сейшельских островах — *Cynorkis fastigiata* Thouars и так далее. Все эти виды мало требовательны к плодородию почвы, но солнцелюбивы и нередко поселяются в трещинах скал, среди камней, во вторичных злаковых сообществах по обочинам дорог, на выгонах, залежах, вырубках, гарях и подобных местах. Умеренное окультуривание ландшафтов иногда ведет к увеличению обилия таких видов и расширению их ареалов. Не случайно, что орхидные из этой группы (*Arundina graminifolia, Cymbidium finlaysonianum* Lindl., *Spathoglottis plicata* Blume, *Phaius tankervilleae, Eulophia graminea* Lindl. и др.) были одними из первых высших растений, обосновавшихся на о-ве Кракатау уже спустя 13 лет после полного уничтожения на нем растительности в результате извержения вулкана (Docters van Leeuwen, 1936). Некоторые из рассматриваемых «сорных» орхидей в культуре способны к активному самосеву, одичанию и натурализации в чуждой для них флоре. Имеются, например, данные о натурализации азиатских орхидей *Arundina graminifolia, Phaius tankervilleae, Spathoglottis plicata* на Гавайских островах (Obata, 1987); *Zeuxine strateumatica* (L.) Schlechter — во Флориде и на Кубе (Jayaweera, 1981). Во многих тропических странах в настоящее время натурализовалась широко культивируемая ваниль *Vanilla planifolia* Andrews (Аверьянов, Кудрявцева, 1987; Obata, 1987), происходящая из тропической Америки. Из культивируемых эпифитных орхидей, способных к натурализации, можно назвать *Dendrobium crumenatum* Sw., отмеченный нами далеко за пределами его естественного распространения в первичных лесных сообществах Сейшельских островов (Аверьянов, Кудрявцева, 1987).

В областях с сезонным умеренным климатом цветение орхидных обычно приурочено к началу или середине вегетационного периода. В странах же с более ровным теплым климатом цветущие орхидеи можно встретить в любое время года. Однако большинство видов имеет все же свое, строго определенное время и длительность цветения.[23] Отчетливых пиков массового цветения в тропических сообществах обычно не наблюдается. Цветки различных видов орхидных в природе остаются открытыми всего лишь от нескольких часов (*Biermannia* King et Pantl., *Taeniophyllum, Thrixspermum*), до 1—2 месяцев (*Cymbidium, Paphiopedilum*). Соцветия иногда могут функционировать несколько месяцев (*Thrixspermum*) и даже лет (*Coelogyne* Lindl.). При этом ряд видов (*Thrixspermum, Dendrobium crumenatum, Bromheadia* Lindl., *Flickingeria* Hawkes) проявляет четкую синхронность в открывании своих, обычно однодневных, цветков, что является ярко выраженным приспособлением к перекрестному опылению.[24] В других случаях цветение и нормальное развитие орхидных связано с регулярными пожарами (Schelpe, 1970; Stoutamire, 1974).

Орхидные к настоящему времени достигли небывалого среди цветковых растений таксономического разнообразия. Промежуточные же стадии эволюции семейства и этапы становления его основных филетических стволов остаются до настоящего времени очень неясными. К сожалению, все известные находки орхидных в ископаемом состоянии в своем большинстве сомнительны. Из них *Protorchis monorchis* Massalongo и *Palaeorchis rhizoma* Massalongo (Massalongo, 1857, 1858, 1859a, b), обнаруженные в известняковых отложениях эоцена Италии и относимые многими предположительно к *Protorchidaceae* (Rolfe, 1912; Darrah, 1940; Krackowizer, 1953, 1964), на наш взгляд, никак не могут быть отнесены к орхидным и гораздо скорее принадлежат неопределимым клубнеобразующим однодольным (Schmid, Schmid, 1973, 1974, 1982), что указывалось и самим автором этих таксонов (Massalongo, 1858). Совершенно необоснованным (MacGinitie, 1953; Schmid, Schmid, 1982) является отнесение к древним орхидным (Cockerell, 1915) таксона *Antholithes pediloides* Cockerell, основанного на неопределимом отпечатке из олигоцена запада США. Кроме этого, имеется краткое упоминание о нахождении фрагмента стебля из миоцена современной Венгрии, предположительно отнесенного к орхидным (Darrah, 1940). Из находок плиоценового времени с территории Германии по плодам описаны *Orchidacites orchidioides* Straus, *O. wegelei* Straus, *O. cypripedioides* Straus (Straus, 1969). Первые 2 таксона, по нашему мнению, не могут быть отнесены к орхидным, а относятся скорее к каким-то древним двудольным,[25] что совпадает с мнением целого ряда авторов, многочисленные неопубликованные данные которых обобщены в работе R. Schmid, M. J. Schmid (1982). Последний же из упомянутых таксонов — *O. cypripedioides* — мы склонны действительно относить к сем. *Orchidaceae,* хотя соотнести его с каким-либо конкретным ныне существующим родом едва ли возможно. В целом все эти данные, к сожалению, практически не имеют значения для понимания эволюции орхидных. Еще меньше полезной информации в этом отношении дают фрагментарные, преимущественно европейские находки орхидных четвертичного времени, а также нахождение предположительно определяемой пыльцы (Vent, 1965; Godwin, 1968, 1975; Schmid, Schmid, 1982). Из ныне существующих форм в семействе орхидных наиболее архаичные черты строения проявляют представители подсемейств *Apostasioideae, Cypripedioideae,* а также *Neottioideae* Lindl. При этом следует особо отметить, что некоторые недавно найденные на территории Китая и Японии чрезвычайно архаичные наземные орхидные, отнесенные к родам *Tangtsinia* S. C. Chen, *Sinorchis* S. C. Chen, *Diplandrorchis* S. C. Chen и *Archineottia* S. C. Chen (Chen, 1965, 1978, 1979a, b; Furuse, Chen, 1988), видимо, наиболее близки к предполагаемой предковой форме семейства (Chen, 1965, 1982). Особенно это относится к таким дожившим до нашего времени настоящим «живым ископаемым», как *Tangtsinia nanchuanica* S. C. Chen и *Diplandrorchis sinica* S. C. Chen, имеющим прямостоячие цветоножки, актиноморфные цветки с одинаковыми листочками околоцветника и прямой колонкой с терминальным нескошенным набок рыльцем. При этом в цветке *Tangtsinia nanchuanica* наряду с развитой прямостоячей медианной тычинкой наружного круга сохраняются хорошо развитые рудименты всех остальных 5 тычинок, а в цветке *Diplandrorchis sinica* имеются 2 нормально функционирующие медианные тычинки наружного и внутреннего кругов. По своей жизненной форме и строению цветка наиболее примитивные представители *Neottioideae* составляют, вероятно, даже более архаичную группу орхидных, чем подсемейства *Apostasioideae* и

---

[23] Время цветения орхидных в условиях культуры обычно сохраняется на протяжении многих лет, хотя у отдельных видов оно может и сдвигаться в ту или иную сторону на 2—3 (или даже более) месяцев.

[24] Удивительная способность многочисленных экземпляров орхидей одного вида к массовому синхронному (чаще всего однодневному) цветению объясняется тем, что все разновозрастные цветочные почки на растении останавливаются в своем развитии на одной строго определенной стадии и синхронно приступают к дальнейшему развитию после кратковременного падения температуры во время сильных гроз или тайфунов (Dressler, 1981). У *Dendrobium crumenatum*, например, цветение при этом наступает на 9-й день, у *Flickingeria fimbriata* (Blume) Hawkes, *Thrixspermum centipeda* Lour. и *T. calceolus* (Lindl.) Reichenb. f. — на 8-й день после небольшого краткого похолодания (Coster, 1926).

---

[25] В частности они предположительно соотносятся с какими-то производными родов *Halesia* J. Ellis, *Pterostyrax* Sieb. et Zucc. или иными представителями сем. *Styracaceae* Dumort. (Kirchheimer, 1957). С равным успехом, по нашему мнению, эти ископаемые плоды могут относиться и к видам каких-либо древесных мареновых — *Rubiaceae* Juss. (или *Hypoxidaceae* R. Br.?).

Cypripedioideae (Chen, 1982), хотя виды последних сохраняют в цветке 2—3 тычинки,[26] а иногда и 3-камерную завязь.[27]

В своем происхождении орхидные иногда сближают с семействами *Commelinaceae* R. Br. и *Pontederiaceae* Kunth (Vermeulen, 1966), у представителей которых в цветке наблюдается сходное выпадение части тычинок,[28] а также с семействами *Asparagaceae* Juss. s. l. (Dressler, 1983) и *Hypoxidaceae* R. Br. (Hutchinson, 1973),[29] включающими отдельные виды, внешне очень сходные с некоторыми примитивными орхидными, особенно из подсемейства *Apostasioideae*. Однако вслед за большинством авторов (Dressler, 1981; Rasmussen, 1985) мы считаем наиболее вероятным происхождение орхидных от каких-то примитивных (ныне, разумеется, уже вымерших) предков лилейных с шестью тычинками, симультанным микроспорогенезом и нуклеарным типом образования эндосперма, приобретших нижнюю завязь (Rasmussen, 1985). Из современных семейств цветковых растений наиболее близкими к орхидным являются, по-видимому, семейства *Hypoxidaceae* (Hutchinson, 1973; Тахтаджян, 1987) и, особенно, *Burmanniaceae* Blume (Chen, 1982) вместе с близкородственными семействами *Corsiaceae* Beccari, *Geosiridaceae* Jonker и *Thismiaceae* J. G. Agardh (Benzing, 1987). Представителей сем. *Burmanniaceae* s. l. сближает с наиболее примитивными орхидными (*Neottioideae*) не только сходство общего строения плода и семени, но и очень сходные пути дальнейшей специализации отдельных органов, а кроме этого, существование в обеих группах сходной микотрофной линии эволюции, приводящей в одном случае к появлению многочисленных бесхлорофильных сапрофитных (микотрофных) форм, в других случаях — к формированию облигатных симбиотических связей между почвенными грибами и хозяином на ранних стадиях его онтогенеза, что вообще довольно редко встречается среди однодольных. В более отдаленном прошлом относительно близкие между собой семейства *Orchidaceae*, *Burmanniaceae* и *Hypoxidaceae* могли быть, видимо, связаны общими корнями с какими-то древними предками семейств *Convallariaceae* Horaninov s. l. или *Melanthiaceae* Batsch.

В настоящее время семейство орхидных находится в стадии активной эволюции, что выражается в наличии мощной родовой и видовой радиации. При этом иногда создается впечатление об относительной молодости этой группы растений. Между тем большинство авторов (Darrah, 1940; Stebbins, 1950; Ames, Corell, 1952—1953; Garay, 1960, 1972; Brieger, 1970—1971; Sanford, 1974; Raven, Axelrod, 1974) все же считает семейство достаточно древним, относя его возникновение к раннему мелу (Stebbins, 1950; Garay, 1960, 1972). При этом расцвет группы, по-видимому, начался с конца палеоцена (Dressler, 1981) и был сопряжен с распадом Гондваны на главные тропические центры современного растительного мира (Smith, Briden, 1977) и со становлением основных групп Hymenoptera и других отрядов насекомых-опылителей (Zeuner, Manning, 1976, Crepet, 1979). Эта точка зрения основывается главным образом на анализе современного распространения таксонов и степени их дивергенции. Оставляя в стороне вопрос о конкретном времени происхождения и скорости эволюции орхидных, приходится констатировать огромный эволюционный путь, пройденный этой группой цветковых растений, о чем свидетельствует наличие множества очень высокоспециализированных современных форм, сосредоточенных в 3 главных, почти полностью изолированных друг от друга центрах разнообразия семейства — во влажных тропических лесах Азии, Африки и Америки. Степень обособленности основных центров разнообразия орхидных заслуживает удивления.[30] В столь богатом видами семействе, вероятно, только *Liparis nervosa* (Thunb.) Lindl. и *Polystachia concreta* (Jacq.) Garay et Sweet являются общими для всех 3 центров. Пантропических родов в семействе всего 11: *Bulbophyllum, Calanthe, Corymborkis* Thouars, *Eulophia* Lindl., *Goodyera* R. Br., *Habenaria* Willd., *Liparis* Rich., *Malaxis* Sw., *Polystachya* Hook., *Spiranthes* Rich. и *Vanilla*. Высокая специфичность главных центров разнообразия орхидных свидетельствует об их значительной древности и длительном интенсивном и независимом развитии. При этом распространение таких примитивных родов, как *Corymborkis* и *Vanilla*, отражает древнейшие гондванские флористические связи, сохранившиеся благодаря замедленной эволюции этих таксонов,[31] представленных почти в равной мере в Азии, Африке и Америке (Dressler, 1981). Распространение же остальных пантропических родов — *Bulbophyllum, Calanthe, Eulophia, Goodyera, Habenaria*, а особенно *Liparis, Malaxis, Polystachia* и *Spiranthes* произошло, по-видимому, в более позднее время. Все они, как правило, имеют наибольшее разнообразие на одном или двух материках и лишь немногим числом слабо обособленных видов проникают за пределы своего первичного ареала.

---

[26] Сохранение двух боковых тычинок у *Cypripedioideae* определяется устройством высокоспециализированной губы, представляющей ловушку для опылителей с двумя равноценными боковыми выходами, ведущими к этим тычинкам. Наличие этого древнего высокоспециализированного механизма опыления однозначно препятствует дальнейшей редукции андроцея и ведет к консервации его строения. Менее же специализированная (более примитивная) губа, представляющая лишь посадочную площадку для опылителя, определила бóльшую функциональную значимость одной средней тычинки, не препятствуя редукции остальных тычинок. В результате такого развития возникли в общем довольно близкие к роду *Cypripedium* (*Cypripedioideae*) роды *Epipactis*, *Cephalanthera* и др. (*Neottioideae*). Виды перечисленных родов как с одной, так и с двумя сохраняющимися тычинками, по нашему мнению, в принципе очень близки между собой по степени своей примитивности (Vermeulen, 1959; Chen, 1982).

[27] Признаками эволюционной продвинутости по сравнению с наиболее примитивными видами подсемейства *Neottioideae* в подсемействах *Apostasioideae* и *Cypripedioideae* являются: согнутая колонка со смещенным нáбок рыльцем, высокоспециализированная проводящая система (Rosso, 1966; Cheadle et al., 1989), образование ягодообразного плода (*Neuwiedia*) и частичное одревеснение основания стебля (*Apostasia*) у *Apostasioideae*, а также резкая зигоморфия цветка или розетковидное сближение кондупликатных листьев (*Paphiopedilum* Pfitz.) у *Cypripedioideae*.

[28] Цветок у представителей этих семейств, однако, обычно имеет совершенно иные пути специализации, нередко становится асимметричным и едва ли может служить исходной моделью для цветка орхидных.

[29] Признаками, сближающими семейства *Orchidaceae* и *Asparagaceae* s. l., является наличие в сем. *Asparagaceae* s. l. эволюционных тенденций в направлении уменьшения размеров семян при увеличении их числа, развития сочного плода и образования кольца разделительной ткани в основании перианция. С сем. *Hypoxidaceae* орхидные (*Apostasioideae*) сближает внешнее габитуальное сходство, а также общее строение устьичного аппарата и кариотипа (Тахтаджян, 1987).

Наибольшее таксономическое разнообразие сем. *Orchidaceae* в настоящее время наблюдается во флоре Юго-Восточной Азии. Здесь встречаются представители всех подсемейств — *Apostasioideae, Cypripedioideae, Neottioideae, Orchidoideae, Epidendroideae* и *Vandoideae*, отмечается большинство наиболее примитивных триб и подтриб, а также ряд исключительно архаичных родов — *Apostasia, Neuwiedia, Cypripedium, Paphiopedilum, Archineottia, Diplandrorchis, Sinorchis, Tangtsinia*, и др. (Chen, 1982; Chen, Tang, 1982; Seidenfaden, 1982; Аверьянов, 1990а, б; 1991а, б; Averyanov, 1990a). Это дает основания предполагать, что именно с этой областью Земли, представленной в конце мезозойской эры Лавразией, связано появление и формирование первичных орхидных (Stebbins, 1950; Raven, Axelrod, 1974; Chen, 1982; Chen, Tang, 1982), быстро заселивших все пригодные для их обитания районы существовавшей тогда суши. Из современной же суши к первичному ареалу древних орхидей, по-видимому. следует относить область Южного Китая и Индокитайского п-ва, хотя ареал древних орхидных мог быть и значительно шире.

---

[30] Это особенно удивительно, учитывая способность семян большинства орхидных переноситься ветром на огромные расстояния (Gandawijaja, Arditti, 1983), что определенно дает возможность некоторым их видам образовывать, по-видимому, изначально дизъюнктивные ареалы (Аверьянов, 1981).

[31] За время географической изоляции, произошедшей в меловом периоде, только 2 эти рода дивергировали лишь на уровне видов. Большинство же остальных групп орхидных эволюционировали гораздо быстрее и, оказавшись в одновременной изоляции, дивергировали в значительно большей мере, достигнув ранга самостоятельных родов, подтриб и даже триб, эндемичных для своих континентов. При этом нередко наблюдаются яркие примеры конвергенции в эволюции цветка у совершенно независимо сформировавшихся родов (*Amesiella* Schlechter, *Angraecum* Bory de St.-Vincent, *Neofinetia* H. H. Hu), представители которых приспособились к опылению сходными опылителями. Аналогичные примеры легко найти и в эволюции жизненной формы на пути приспособления орхидных к сходным условиям обитания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов Л. В. Хромосомные числа некоторых видов сем. *Orchidaceae* для Ленинградской и Вологодской областей // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 4. С. 547—553. — *Аверьянов Л. В.* О внутривидовой структуре таксона *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó s. l. (*Orchidaceae*) // Бот. журн. 1979а. Т. 64, № 4. С. 572—582. — *Аверьянов Л. В.* Хромосомные числа некоторых видов сем. *Orchidaceae* с территории северо-запада СССР // Бот. журн. 1979б. Т. 64, № 6. С. 863—877. — *Аверьянов Л. В.* Новый вид рода *Lysiella* (*Orchidaceae*) с центрального Тянь-Шаня // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 4. С. 578—583. — *Аверьянов Л. В.* Система орхидных (*Orchidaceae*) флоры Вьетнама. Подсемейства *Apostasioideae, Cypripedioideae, Neottioideae* и *Orchidoideae* // Бот. журн. 1990а. Т. 75, № 7. С. 109—124. — *Аверьянов Л. В.* Система орхидных (*Orchidaceae*) флоры Вьетнама. Подсемейство *Epidendroideae*, трибы *Vanilleae, Gastrodieae, Epipogieae, Arethuseae* и *Coelogyneae* // Бот. журн. 1990б. Т. 75, № 12. С. 1757—1767. — *Аверьянов Л. В.* Система орхидных (*Orchidaceae*) флоры Вьетнама. Подсемейство *Epidendroideae*, трибы *Malaxideae* и *Epidendreae* // Бот. журн. 1991а. Т. 76, № 1. С. 120—128. — *Аверьянов Л. В.* Система орхидных (*Orchidaceae*) флоры Вьетнама. Подсемейство *Vandoideae* // Бот. журн. 1991б. Т. 76, № 6. С. 880—895. — *Аверьянов Л. В.* Основные пути морфологической эволюции в семействе *Orchidaceae* // Бот. журн. 1991в. Т. 76, № 7. С. 921—935. — *Аверьянов Л. В., Аверьянова Е. Л., Лавренко А. Н.* Кариосистематическая характеристика орхидей (*Orchidaceae*) Печоро-Илычского заповедника // Бот. журн. 1982а. Т. 67, № 7. С. 945—951. — *Аверьянов Л. В., Аверьянова Е. Л., Лавренко А. Н.* Кариосистематическое исследование орхидных (*Orchidaceae*) на территории Коми АССР // Бот. журн. 1982б. Т. 67, № 11. С. 1491—1499. — *Аверьянов Л. В., Кудрявцева Е. П.* Материалы по флоре и растительности Сейшельских островов. Л., 1987. 143 с. Деп. в ВИНИТИ 19.11.1987, № 8197—В87. — *Аверьянов Л. В., Медведева Н. А., Серов В. П.* Числа хромосом представителей сем. *Orchidaceae* с Кавказа // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 7. С. 999—1000. — *Аверьянов Л. В., Теплякова Т. Е.* Кариосистематическое исследование орхидных (*Orchidaceae* Juss.) северо-восточного Алтая // Вестн. ЛГУ. 1984. Биол. № 21, вып. 4. С. 82—84. — *Мартин Ю.* Экология орхидей // Охрана и культивирование орхидей. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1980. С. 16-20. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Хромосомные* числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л.: Наука, 1969. 926 с. — *Ames O., Correll D. S.* Orchids of Guatemala // Fieldiana (Bot.). 1952—1953. Vol. 26. P. 1—727. — *Arditti J.* The production of fungal growth regulating compounds by orchids // Orchid Digest. 1966. Vol. 30. P. 88—90. — *Arditti J.* Aspects of the physiology of orchids // Adv. Bot. Res. 1979. Vol. 7. P. 421—655. — *Arditti J., Michaud J. D., Healey P. L.* Morphometry of orchid seeds. 1. *Paphiopedilum* and native California and related species of *Cypripedium* // Amer. Journ. Bot., 1979. Vol. 66. P. 1128—1137. — *Arditti J., Michaud J. D., Healey P. L.* Morphometry of orchid seeds. 2. Native California and related species of *Calypso, Cephalanthera, Corallorhiza* and *Epipactis* // Amer. Journ. Bot. 1980a. Vol. 67. P. 347—360. — *Arditti J., Michaud J. D., Healey P. L.* Morphometry of orchid seeds. 3. Native California and related species of *Goodyera, Piperia, Platanthera* and *Spiranthes* // Amer. Journ. Bot. 1980b. Vol. 67. P. 508—518. — *Averyanov L. V.* Fam. *Orchidaceae* Juss. // Vascular plants synopsis of Vietnamese flora. Leningrad: Nauka, 1990a. Vol. 1. P. 20-167. — *Averyanov L.* A review of the genus *Dactylorhiza* // Orchid biology. Reviews and perspectives, 5. Portland: Timber Press, 1990b. P. 159—206. — *Barthlott W., Ziegler B.* Mikromorphologie der Samenschalen als systematisches Merkmal bei Orchideen // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1981. Bd 94. S. 267—273. — *Benzing D. H.* Major patterns and processes in orchid evolution: a critical synthesis // Orchid Biology. Reviews and perspectives, 4. Ithaca etc.: Cornell Univ. Press, 1987. P. 33—77. — *Brieger F. G.* Botanische Grundlagen der Orchideenforschung // Die Orchideen. 3 ed. Berlin, 1970—1971. Pt. 1—3. S. 1—142. — *Brown R.* Observations on the organs and mode of fecundation in *Orchideae* and *Asclepiadeae* // Trans. Linn. Soc. London. 1833. Vol. 16. P. 685—745. — *Burgeff H.* Samenkeimung der Orchideen und Entwicklung ihrer Keimpflanzen. Jena: Fischer, 1936. 312 S. — *Burgeff H.* Problematik der Mycorrhiza // Naturw. Wochenschr. (Jena). 1943.

Bd 31. S. 558—567. — *Burgeff H.* Micorrhiza of orchids // The orchids. A scientific survey. New York: Ronald, 1959. P. 361—395. — *Cheadle V., Chourey M., Fischer D., Stern W., Thorsch J.* Tracheary elements in *Apostasioideae* (*Apostasiaceae* ?) of *Orchidaceae* // Amer. Journ. Bot. 1989. Vol. 76. P. 28. — *Chen S. C.* A primitive new orchid genus *Tangtsinia* and its meaning in phylogeny // Acta Phytotax. Sin. 1965. Vol. 10, N 3. P. 193—207. — *Chen S. C. Sinorchis* — a primitive new genus of *Orchidaceae* from China // Acta Phytotax. Sin. 1978. Vol. 16, N 4. P. 82—85. — *Chen S. C.* On *Diplandrorchis*, a very primitive and phylogenetically significant new genus of *Orchidaceae* // Acta Phytotax. Sin. 1979a. Vol. 17, N 1. P. 1—6. — *Chen S. C.* The column types of *Neottia* and *Archineottia* of the family *Orchidaceae* and their taxonomic and phylogenetic significance // Acta Phytotax. Sin. 1979b. Vol. 17, N 2. P. 9—22. — *Chen S. C.* The origin and early differentiation of the *Orchidaceae* // Acta Phytotax. Sin. 1982. Vol. 20, N 1. P. 1—22. — *Chen S. C., Tang T.* A general review of the Orchid flora of China // Orchid Biology. Reviews and perspectives, 2. Ithaca etc.: Cornell Univ. Press, 1982. P. 39—82. — *Cockerell T. D. A.* Notes on orchids // Bot. Gaz. 1915. Vol. 59. P. 331—333. — *Coster C.* Periodische Blüteerscheinungen in der Tropen // Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. 1926. Vol. 35. P. 125—162. — *Crepet W. L.* Insect pollination: a paleontological perspective // Bioscience. 1979. Vol. 29. P. 102—108. — *Curtis J. T.* The relation of specificity of orchid mycorrhizal fungi to the problem of symbiosis // Amer. Journ. Bot. 1939. Vol. 26. P. 390—399. — *Darrah W. C.* Supposed fossil orchids // Amer. Orch. Soc. Bull. 1940. Vol. 9. P. 149—150. — *Docters van Leeuwen W. M.* Krakatau, 1833—1933 // Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. 1936. Vol. 46—47. P. 1—506. — *Dressler R. L.* The Orchids. Natural history and classification. Cambridge: Harv. Univ. Press, 1981. 332 p. — *Dressler R. L.* Classification of the *Orchidaceae* and their probable origin // Telopea. 1983. Vol. 2. P. 413—424. — *Duncan R. E.* Orchids and cytology // The orchids. A scientific survey. New York: Ronald, 1959a. P. 189—260. — *Duncan R. E.* List of chromosome numbers in orchids // Там же. 1959b. P. 529—587. — *Fisch M. H., Flick B. H., Arditti J.* Structure and antifungal activity of hircinol, loroglossol and orchinol // Phytochemistry. 1973. Vol. 12. P. 437—441. — *Furuse M., Chen S. C.* The discovery of *Archineottia* (*Orchidaceae*) in Japan // Acta Phytotax. Sin. 1988. Vol. 26, N 1. P. 69—73. — *Gandawijaja D., Arditti J.* The orchids of Krakatau: Evidence for a mode of transport // Ann. Bot. (London). 1983. Vol. 52. P. 127—130. — *Garay L. A.* On the origin of the *Orchidaceae* // Bot. Mus. Leaflets Harv. Univ. 1960. Vol. 19. P. 57—96. — *Garay L. A.* On the origin of the *Orchidaceae*, 2 // Journ. Arnold Arbor. 1972. Vol. 53. P. 202—215. — *Godwin H.* Studies of the post-glacial history of British vegetation. 15. Organic deposits of Old Buckenham Mere, Norfolk // New Phytol. 1968. Vol. 67. P. 95—107. — *Godwin H.* The history of the British flora: a factual basis for phytogeography. 2 ed. Cambridge: Univ. Press, 1975. 384 p. — *Hadley G.* Non-specificity of symbiotic infection in orchid mycorrhiza // New Phytol. 1970. Vol. 69. P. 1015—1023. — *Hadley G.* Orchid micorrhiza // Orchid biology. Reviews and perspectives, 2. Ithaca etc.: Cornell Univ. Press, 1982. P. 83—118. — *Hagerup O.* On fertilization, polyploidy and haploidy in *Orchis maculatus* L. sen. lat. // Dansk Bot. Ark. 1944. Vol. 11, N 5. P. 1—26. — *Hagerup O.* The spontaneous formation of haploid, polyploid and aneuploid embryos in some orchids // Det. Kgl. Dansk Sels. Biol. Meddelser. 1947. Vol. 20, N 9. P. 1—22. — *Harvais G., Hadley G.* The development of *Orchis purpurella* in asymbiotic and inoculated cultures // New Phytol. 1967. Vol. 66. P. 217—230. — *Heslop-Harrison J.* Microsporogenesis in some triploid hybrids // Ann. Bot. Nov. ser. 1953. Vol. 17, N 68. P. 539—549. — *Heslop-Harrison J.* Genetic system and ecological habit as factors in Dactylorchid variation // Jahresb. Naturw. Ver. Wuppertal. 1968. Vol. 21—22. P. 20—27. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants: arranged according to a new system based on their probable phylogeny. 3 ed. Oxford: Clarendon Press, 1973. 968 p. — *Jayaweera D. M. A.Orchidaceae* // Revis. Handb. Fl. Ceylon. Washington etc., 1981. Vol. 2. P. 4—386. — *Johansson D. R.* Epiphytic orchids as parasites of their host trees // Amer. Orch. Soc. Bull. 1977. Vol. 46. P. 703—707. — *Kirchheimer F.* Die Laubgewächse der Braunkohlenzeit. Mit einem kritischen Katalog ihrer Früchte und Samen. Halle: Veb Wilhelm Knapp., 1957. 783 S. — *Krackowizer F. J.* Orquideas fósseis // Rev. Circ. Paul. Orquidófilos. 1953. Vol. 10, N 3. P. 36—38. — *Krackowizer F. J.* Orquideas fósseis // Orquidea. 1964. Vol. 26. P. 39—40. — *Kugust K.* Hybridizing with *Oncidium* // Proc. 5th World Orchid Conf. Cambridge etc., 1966. P. 45—52. — *Larsen K.* Brief note on *Neuwiedia singapureana* in Thailand // Nat. Hist. Bull. Siam Soc. 1969. Vol. 22. P. 330—331. — *Lenz L. W., Wimber D. E.* Hybridization and inheritance in orchids // The orchids. A scientific survey. New York: Ronald, 1959. P. 261—314. — *MacGinitie H. D.* Fossil plants of the Florissant beds, Colorado // Carnegie Inst. Washington Publ. 1953. Vol. 599. P. 1—198. — *Massalongo A. B.* Vorläufige Nachricht über die neueren paläontologischen Entdeckungen am Monte Bolca // Neues Jahrb. Mineral. Geognosie. 1857. P. 775—778. — *Massalongo A. B.* Palaeophyta rariora formationis tertiariae agri Veneti // Atti. Inst. Ven. Sci. Ser. 3. 1858. Vol. 3. P. 729—793. — *Massalongo A. B.* Specimen photographicum animalium quorumdam plantarumque fossilium Agri Veronensis. Verona: Vicentini-Franchini, 1859a. 40 p. — *Massalongo A. B.* Syllabus plantarum fossilium hucusque in formationibus tertiariis agri Veneti detectarum. Verona: A. Merlo, 1859b. 179 p. — *Obata J. K.* Native and Naturalized Orchids of Hawaii // Amer. Orch. Soc. Bull. 1987. Vol. 56. P. 695—704. — *Okada H.* Karyomorphological observations of *Apostasia nuda* and *Neuwiedia veratrifolia* (*Apostasioideae, Orchidaceae*) // Journ. Jap. Bot. 1988. Vol. 63, N 10. P. 344-350. — *Ramsay R. R., Dixon K. W., Sivasithamparam K.* Patterns of infection and endophytes associated witn western australian orchids // Lindleyana. 1986. Vol. 1, N 3. P. 203—214. — *Rasmussen F. N.* Orchids. // The Families of the Monocotyledons — Structure, Evolution and Taxonomy. Berlin: Springer, 1985. P. 249—274. — *Raven P. H., Axelrod D. I.* Angiosperm biogeography and past continental movements // Ann. Miss. Bot. Gard. 1974. Vol. 61. P. 539—673. — *Rolfe R. A.* The evolution of the *Orchidaceae* // Orchid Rev. 1912. Vol. 20. P. 225—228, 260—264. — *Rosso S. W.* The vegetative anatomy of the *Cypripedioideae* (*Orchidaceae*) // Journ. Linn. Soc. London (Bot.). 1966. Vol. 59. P. 309—341. — *Ruinen J.* Epiphytosis: a second view on epiphytism // Ann. Bogor. 1953. Vol. 1. P. 101—157. — *Sanford W. W.* The ecology of orchids // The orchids. Scientific studies. New Jork: Ronald, 1974. P. 1—100. — *Schelpe E.* Fire-induced flowering among indigenous South African orchids // South Afric. Orch. Journ. 1970. Vol. 1, N 2. P. 21—22. — *Schmid R., Schmid M. J.* Fossils attributed to the *Orchidaceae* // Amer. Orch. Soc. Bull. 1973. Vol. 42. P. 17—27. — *Schmid R., Schmid M. J.* On Massalongo's fossils: *Protorchis* and *Palaeorchis* // Amer. Orch. Soc. Bull. 1974. Vol. 43. P. 213—216. — *Schmid R.*, Schmid M. J. Fossil History of the *Orchidaceae* // Orchid Biology. Reviews and perspectives, 2. Ithaca etc.: Cornell Univ. Press, 1982. P. 25—46. — *Seidenfaden G.* Contributions to the orchid flora of Thailand. X // Nord. Journ. Bot. 1982. Vol. 2, N 3. P. 193—218. — *Sinoto Y.* Chromosome numbers in *Oncidium alliance* // Cytologia. 1962. Vol. 27. P. 306—313. — *Sinoto Y.* Chromosomes in *Oncidium* and allied genera, 1. Genus *Oncidium* // La Kromosomo. 1969. Vol. 76. P. 2459—2473. — *Smith A. G., Briden J. C.* Mesozoic and Cenozoic paleocontinental maps. Cambridge: Univ. Press, 1977. — *Stebbins G. L.* Variation and evolution in plants. New York: Columbia Univ. Press, 1950. 643 p. — *Stoessl A., Arditti J.* Orchid phytoalexins // Orchid biology. Reviews and perspectives, 3. Ithaca etc.: Cornell Univ. Press, 1984. P. 151—175. — *Stoutamire W. P.* Terrestrial orchid seedlinds // The orchids. Scientific studies. New York: Ronald, 1974. P. 101—128. — *Straus A.* Beiträge zur Kenntnis der Pliozänflora von Willershausen 7. Die Angiospermen — Früchte und Samen // Argumenta Palaeobot. 1969. Vol. 3. P. 163—197. — *Swamy B. G. L.* Vascular anatomy of orchid flowers // Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ. 1948. Vol. 13. P. 61—95. — *Tanaka R., Kamemoto H.* Chromosomes in orchids: counting and numbers // Orchid biology. Reviews and perspectives, 3. Ithaca etc.: Cornell Univ. Press, 1948. P. 323—410. — *Tohda H.* Seed morphology in *Orchidaceae*. 1. *Dactylorchis, Orchis, Ponerorchis, Chondradenia* and *Galeorchis* // Sci. Rep. Tohoku Univ. 1983. Vol. 4, N 38. P. 253—268. — *Urech J., Fechtig B., Nuesch J., Visher E.* Hircinol eine antifungisch wirksame Substanz aus Knollen von *Loroglossum hircinum* (L.) Rich. // Helv. Chim. Acta. 1963. Vol. 46. P. 2758—2766. — *Vent W.* Neue Pflanzenfunde aus den interglazialen Ilmtaltravertinen von Weimar—Ehringsdorf // Geologie. 1965. Vol. 14. P. 198—205. — *Vermeulen P.* The different structure of the *Rostellum* in *Ophrydeae* and *Neottieae* // Acta Bot. Neerl. 1959. Vol. 8. P. 338—355. — *Vermeulen P.* The system of the *Orchidales* // Acta Bot. Neerl. 1966. Vol. 15. P. 224—253. — *Warcup J. H.* Specificity of mycorrhizal association in some Australian terrestrial orchids // New Phytol. 1971. Vol. 70. P. 41—46. — *Warcup J. H.* Symbiotic germination of some Australian terrestrial orchids // New Phytol. 1973. Vol. 72. P. 387—392. — *Warcup J. H.* Factors affecting symbiotic germination of orchid seed // In Sanders F. E. et al. Endomycorrhizas. London: Acad. Press, 1975. P. 87—104. — *Went F. W.* Soziologie der Epiphyten eines tropischen Urwaldes // Ann. Jard. Bot. Buitenzorg. 1940. Vol. 50. P. 1—98. — *Zeuner F. E., Manning F. J.* A monograph on fossil bees (Hymenoptera: Apoidea) // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Geol. 1976. Vol. 27. P. 149—268.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 4 II 1991

SUMMARY

Based on the study of the Euro-Asian members of the *Orchidaceae* family the main trends of evolution of fruits, seeds and karyotype have been suggested. Some aspects of orchid biology and ecology are considered. The presumable site and time of origin of the primary species of the family and their relationships are discussed.

УДК 581.001.1
© 1991 г.

И. В. Борисова

О ПОНЯТИЯХ «БИОМОРФА», «ЭКОБИОМОРФА» И «АРХИТЕКТУРНАЯ МОДЕЛЬ»

I. V. BORISOVA. ON THE CONCEPTS OF «BIOMORPH», «ECOBIOMORPH» AND «ARCHITECTURAL MODEL»

Показано различие понятий «биоморфа», «экобиоморфа», «архитектурная модель». Рассмотрены история возникновения термина «экобиоморфа» и ее неоднозначное толкование. Выявлена необходимость всех трех понятий для различных целей геоботаники и биоморфологии.

Некоторые исследователи (Зозулин, 1976; Акульшина, Елманова, 1977; Голубев, 1981; Крылов, 1984; Мазуренко, 1986; Антропова, 1987, и др.) в своих работах отождествляют понятия «биоморфа» (= жизненная форма) и «экобиоморфа». Между тем, судя по мнению ученых, предложивших термин «экобиоморфа» (Быков, 1962; Лавренко, 1964, 1965; Лавренко, Свешникова, 1965), эти понятия не идентичны и включают разный набор признаков. Если сравнить 2 вида злаков, относящихся к одной жизненной форме (биоморфе) — многолетних травянистых рыхлокустовых растений с полурозеточными побегами: *Festuca pratensis* Huds. и *Agropyron pectinatum* (Bieb.) Beauv., то, по Б. А. Быкову, мы должны отнести их к разным экобиоморфам, так как первый вид — луговой мезофил, а второй — степной эвксерофил (Борисова и др., 1961; Ермакова, 1976). Подобных примеров можно привести очень много, поэтому ограничимся лишь еще одним. 2 вида зопника (*Phlomis agraria* Bunge и *Ph. tuberosa* L.) также относятся к одной жизненной форме — многолетним травянистым длиннокорневищным клубнекорневым растениям с полурозеточными побегами, однако первый вид — степной эвксерофил, а второй — лугово-степной ксеромезофил (Борисова, 1956; Борисова и др., 1961).

В настоящее время в биоморфологии существуют 3 понятия — «биоморфа» (или «жизненная форма»), «экобиоморфа» и «архитектурная модель». Коротко остановимся на каждом из них, чтобы показать их различие. Как справедливо заметил L. Van der Pijl, дифференциация терминов — это не просто игра словами, но совершенно необходимое условие, чтобы разобраться в природе вещей (Pijl L. van der, 1969 : 15; цит. по: Р. Е. Левина, 1981 : 3).

Наиболее ранним является понятие о «жизненной форме» или «биоморфе». Последний термин принадлежит В. М. Козо-Полянскому (1945). Сейчас его все чаще стали употреблять вместо термина «жизненная форма».

Термин «жизненная форма», как известно, ввел E. Warming (1884), определив ее как форму, в которой вегетативное тело растения находится в гармонии с внешней средой в течение всей жизни. Поскольку жизненные формы представляют собой совокупность большого числа признаков морфологических, биологических и других, определяющих габитус растения (Серебрякова, Полынцева, 1974; Серебрякова, 1980), к настоящему времени создано много различных определений биоморф, как и их классификаций. В настоящей статье нет необходимости разбирать те и другие, поскольку существуют хорошие полноценные обзоры на эту тему (Серебряков, 1955, 1962, 1964; Szujko-Lacza, Fekete, 1969; Fekete, Szujko-Lacza, 1970; Серебрякова, 1972, 1980; Голубев, 1977; Дервиз-Соколова, 1981; Алеев, 1986).

Следует упомянуть лишь о том, что в последние десятилетия наметилось новое направление в изучении биоморф в связи с признанием смены их в онтогенезе (Нухимовский, 1973, 1983; Ценопопуляции растений, 1976; Хохряков, 1978, 1981; Серебрякова, 1980). Если признать такую смену действительной, то и классифицировать следует типы онтогенеза (Юрцев, 1976), а не биоморфы только взрослых особей, как это делали ранее. Попытка такой классификации уже имеется в работе «Ценопопуляции растений» (1976).

Среди классификаций, учитывающих жизненные формы взрослых особей, в нашей стране наиболее распространена эколого-морфологическая классификация жизненных форм покрытосеменных и хвойных растений, разработанная И. Г. Серебряковым (1962, 1964). В других странах пользуется успехом классификация Раункиера (Raunkiaer, 1934).

Многие биоморфологи и геоботаники считали, что уже во внешнем облике растения отражены его анатомические и эколого-физиологические особенности (Серебряков, 1954, 1955, 1962, 1964, 1965; Коровин, 1962; Пономарева, 1978, и др.). Однако сами эти признаки они при выделении биоморф не учитывали.

В 1962 г. Б. А. Быков в монографии о доминантах растительного покрова Советского Союза впервые предложил понятие «экобиоморфа» (Быков, 1962).[1] Он понимал под «экобиоморфами» неразрывное единство биоморф и экоморф, т. е. «жизненные формы, каждая из которых представляет собой группу видов со сходной морфологией и экологией» (Быков, 1967 : 330). Впоследствии это определение им уточнялось (Быков, 1973, 1978) и в работе 1983 г. формулируется как «совокупность видов (иногда и внутривидовых таксонов), имеющих сходные формы роста, биологические ритмы, а также эколого-физиологические, в том числе приспособительные и средообразовательные (медиопативные), особенности» (Быков, 1983 : 203).[2]

В качестве примера различных экобиоморф, выделяемых Б. А. Быковым (1978), приведем часть его классификации для представителей одной жизненной формы — корневищных трав:

травы корневищные гидрофильные — *Nymphaea alba* L.;
травы корневищные гигрофильные — *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.;
травы корневищные гигромезофильные — *Tussilago farfara* L.;
травы корневищные мезофильные — *Cicerbita azurea* (Ledeb.) Beauverd;
травы корневищные психромезофильные — *Lagotis korolkowii* (Regel et Schmalh.) Maxim.;
травы корневищные галомезофильные — *Argusia sibirica* (L.) Dandy.

Таким образом, Б. А. Быков при выделении экобиоморф по существу учитывает, кроме биоморф, характер местообитания растений, т. е. в основном отношение их к режиму увлажнения (Быков, 1987), ибо экологические группы растений (экоморфы, по Б. А. Быкову) — мезофиты, ксерофиты и др. — до сих пор выделяют опосредованно, по их местообитаниям.[3] Однако эта характеристика лишь относительно отражает функциональные и структурные признаки, такие как водный режим, анатомические особенности, фотосинтез и др. Сейчас, например, только среди ксерофитов выделено несколько групп по водному режиму растений (Генкель, 1946; Колпиков, 1957; Горшкова и др., 1969; Журавлева, 1977; Рахимова, 1987, 1988), анатомические признаки которых различны. Ю. В. Гамалей и Шийрэвдамба среди растений-ксерофитов пустыни Гоби выявили 5 морфолого-анатомических типов (Гамалей, Шийрэвдамба, 1986). Там же, в Монголии, интересные работы проведены по изучению фотосинтеза степных и пустынных растений Н. Н. Слемневым (1988, 1990). Он разработал «ряд количественных признаков, интегрирующих некоторые параметры ассимиляционной деятельности растений» (Слемнев, 1990 : 33), которые использовал для выявления фитоценотической роли видов в сообществе.

---

[1] Он же привел и краткую справку о возникновении этого понятия (Быков, 1987).

[2] Медиопатия — разновидность трансабиотических отношений, объединяющая влияние организмов друг на друга посредством изменения некоторых факторов фитоценотической среды благодаря выделениям в нее продуктов жизнедеятельности и изъятию из нее ряда веществ (Быков, 1973 : 108).

[3] В настоящее время уже имеются работы (Измайлова, 1986; Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990), где сделана попытка объективно оценить степень мезо- и ксерофильности растений по сумме показателей водного режима растений.

Все это свидетельствует о том, что экологические группы, сыгравшие большую роль в экологии и геоботанике, уже в какой-то степени сейчас нас мало удовлетворяют. В связи с этим следует остановиться на другом понимании экобиоморф, предложенном Е. М. Лавренко.

Е. М. Лавренко в статье 1964 г. также употребил термин «экобиоморфа», но в его работах (Лавренко, 1964, 1965; Лавренко, Свешникова, 1965, 1968; Свешникова, Лавренко, 1969) наметилось несколько иное направление изучения экобиоморф. По мнению Е. М. Лавренко и В. М. Свешниковой (1965 : 261), экобиоморфы являются «типовыми адаптационными организменными системами, существующими в определенных условиях среды».

Как и Б. А. Быков (1962), Е. М. Лавренко и В. М. Свешникова (1965) — авторы понятия и термина «экобиоморфа» — сначала не разделяли «жизненные формы» и «экобиоморфы», считая их синонимами, и, видимо, полагали, что они просто углубляют и расширяют понятие «жизненная форма». Это обстоятельство и вызвало смешение понятий в последующей литературе. Однако в работе, вышедшей в 1968 г., уже намечается тенденция к их разграничению (Лавренко, Свешникова, 1968). Здесь указано, что «жизненные формы» необходимы для синузиального анализа сообщества, а «экобиоморфы» — для вскрытия внутривидовых и межвидовых взаимоотношений, для понимания закономерностей формирования растительного сообщества.

По Е. М. Лавренко и В. М. Свешниковой экобиоморфы устанавливаются не только на основе морфологии и биологии, но также с учетом анатомического строения, водного режима, фотосинтеза, дыхания, минерального питания, теплоустойчивости клеток растений. Е. М. Лавренко (1964, 1965) подчеркивает, что изучать экобиоморфы нужно как в полевых, так и в экспериментальных условиях.

Таким образом, в отличие от Б. А. Быкова названные авторы подчеркивают необходимость всестороннего комплексного (синтетического) изучения растения как сложного целого, а не просто его биоморфы + экоморфы.[4] Понятие «экобиоморфы» у Е. М. Лавренко и В. М. Свешниковой более узкое, чем «биоморфа», но более емкое, охватывающее широкий набор признаков.

В качестве примера экобиоморфного анализа Е. М. Лавренко и В. М. Свешникова (1965) на основе материалов различных специалистов Казахстанской биокомплексной экспедиции всесторонне охарактеризовали дерновинные ксерофильные микротермные степные растения (преимущественно злаки). Более полное описание этих растений приведено во 2-й части монографии о биокомплексных исследованиях в Казахстане (Биокомплексная характеристика. . ., 1969). Оно включает систематическое положение и ареал вида, его фитоценотическую роль, ритмику побегообразования и большой жизненный цикл, фенологическое развитие, экологию цветения и диссеминации, водный режим, фотосинтез, продуктивность, химический состав, консортивные связи с бактериями, грибами, насекомыми и др.

---

[4] Очень подробная классификация экоморф растений разработана Д. Н. Цыгановым (1975, 1976). Ю. Г. Алеев (1986) экоморфами называет жизненные формы растений и животных.

Такой подход к изучению растений, как справедливо отметили В. М. Свешникова и Е. М. Лавренко (1969 : 7), «встречает много трудностей, но тем не менее он весьма перспективен, так как дает синтетическое представление о растении как целом организме».

В дальнейшем этот подход к изучению растений был подхвачен и широко разрабатывается в работах В. Н. Голубева (1974, 1977, 1981). Он «экобиоморфы» (= «жизненные формы») понимает как «мультифенетические системы, объединяющие биоморфологические, физиологические и биохимические признаки и свойства» (Голубев, 1981 : 7).[5]

Первая классификация экобиоморф была создана Б. А. Быковым (1978). Она включает 8 отделов, куда входят не только покрытосеменные, голосеменные, но и папоротникообразные, мхи и лишайники. Среди автотрофных растений им просмотрено около 15 тыс. видов и выделено 160 экобиоморф (пример из его классификации был приведен нами ранее).

Поскольку трактовка «экобиоморфы» у Б. А. Быкова (биоморфа + экоморфа) очень конкретна и определенна (хотя формулирует он ее почти так же широко, как и Е. М. Лавренко), его классификация экобиоморф удобна для геоботанических исследований и может быть использована уже теперь.

Понимание же «экобиоморф» Е. М. Лавренко и В. М. Свешниковой (1965), а позднее и В. Н. Голубевым (1981) более объемное, охватывающее многостороннюю характеристику растения, более сложное для их классификации.

Программа комплексных исследований видов растений была вначале предложена Е. М. Лавренко и В. М. Свешниковой (1968). Затем для описания растений «Биологической флоры» Московской области она разработана И. А. Губановым, Т. А. Работновым и В. Н. Тихомировым (1970). Еще более подробная программа «К составлению региональных биологических флор» была опубликована В. Н. Голубевым (1981), где даны методические рекомендации всестороннего изучения видов растений.

Одним из перспективных путей анализа такого рода материалов, на наш взгляд, является нахождение корреляций между отдельными признаками и между их группами. Этот путь был использован В. Н. Голубевым (Голубев, 1977; Голубев, Кобечинская, 1978) для изучения экобиоморф растений Крыма.

По мере всестороннего изучения различных растений, по-видимому, выкристаллизуются те основные признаки, которые будут необходимы для характеристики экобиоморф (в понимании Е. М. Лавренко, В. М. Свешниковой) как типов адаптаций и дальнейшей их классификации. Так, для оценки водного режима растений С. Н. Шереметьевым уже предложен интегральный признак, учитывающий сложность (организованность) его, включающий интенсивность транспирации, реальный водный дефицит, содержание воды в листьях, осмотическое давление клеточного сока (Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990).

В том, что такое изучение экобиоморф является перспективным, несмотря на его трудности, не приходится сомневаться. Изучение их со временем позволит подойти к выявлению конкретных путей адаптации растений к условиям их существования и тем самым установить причины господствующего или подчиненного положения вида в сообществе и понять взаимоотношения видов.

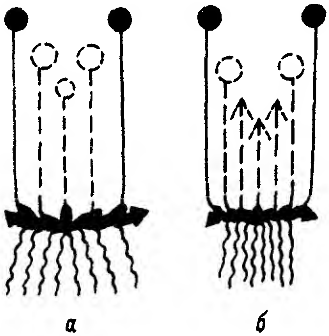
Понятие «архитектурная модель» предложено французскими ботаниками под руководством F. Hallé (Hallé, Oldeman, 1970; цит. по: Серебрякова, 1977; Hallé, 1975), изучавшими архитектуру и динамику роста деревьев тропического дождевого леса. Ими выделено более 20 качественно отличающихся «стратегий роста», названных авторами «архитектурными моделями». Выяснилось, что

---

[5] Существует еще один вариант понимания «экобиоморф», менее распространенный, когда экобиоморфами называют разные особи одного вида, морфологически отличные (имеющие разные биоморфы) в неодинаковых экологических условиях (Ценопопуляции растений, 1976; Мазуренко, 1985).

«архитектурные модели» не связаны ни с размерами растений (дерево и кустарник, например, могут иметь одну модель), ни с жизненными формами и не зависят от экологических условий (не изменяются у одного вида в разных местообитаниях).

Т. И. Серебрякова (1977, 1979, 1981, 1987), изучавшая у трав архитектурные модели или «модели побегообразования» (как она их называла), пришла к сходным выводам. Она, кроме того, показала, что на базе этих моделей путем последующих приспособительных изменений образуются разнообразные жизненные формы. Одна и та же модель может быть основой для многих жизненных форм, и, наоборот, сходные жизненные формы могут образоваться на базе разных моделей. На рисунке в качестве примера показаны 2 разные модели побегообразования у видов одной жизненной формы — рыхлокустовых растений: симподиальная розеточная модель *Agropyron pectinatum* (Bieb.) Beauv. (зацветает основной побег) и симподиальная длиннопобеговая (= безрозеточная) модель у *Crinitaria villosa* (L.) Grossh. (зацветает побег *n*-го порядка).



Симподиальная полурозеточная модель побегообразования *Agropyron pectinatum* (*а*) и симподиальная длиннопобеговая модель побегообразования *Crinitaria villosa* (*б*).

Затушеваны многолетние оси и живые побеги и почки; *кружочками обозначены* соцветия; *стрелками* — вегетативные точки роста; *сплошной линией* — живые, *прерывистой* — отмершие части растения. Листья не показаны.

Впервые классификацию архитектурных моделей только для моноподиально-розеточных трав предложила Т. И. Серебрякова (1987).

Итак, в настоящее время по существу идет обособление 3 понятий — «архитектурная модель», «биоморфа» и «экобиоморфа». Соотношение этих понятий, по нашему мнению, таково, что архитектурная модель является структурной основой жизненных форм (биоморф), а последние — структурная основа экобиоморф.

Все 3 понятия нужны и различение их оправдано: архитектурные модели помогают выявить вертикальную структуру растительных сообществ и разнообразие экологических ниш (Hallé, 1975), а в биоморфологии — позволяют судить об эволюции биоморф. Биоморфы необходимы, кроме того, для анализа синузиальной структуры сообществ (Лавренко, Свешникова, 1968), а экобиоморфы — для понимания фитоценотипов или стратегий жизни. Экобиоморфы в понимании Б. А. Быкова, как уже указывалось, могут быть использованы для классификации растительных сообществ, ибо «фитоценозы, как правило, состоят из видов, относящихся к разным экобиоморфам, что является одним из важнейших признаков организации фитоценозов» (Работнов, 1983 : 116).

Что касается неоднозначного понимания термина «экобиоморфа» (по набору учитываемых признаков) его создателями (Быков, 1962; Лавренко, 1964, 1965), то, возможно, понадобятся оба значения для разных целей биоморфологии и геоботаники.

Таким образом, в настоящее время в учении о биоморфах существуют 2 основных направления: первое учитывает биоморфу только взрослого состояния растения, признавая становление ее в онтогенезе; второе считает каждое возрастное состояние растения особой биоморфой и учитывает смену биоморф в онтогенезе. В учении об экобиоморфах также наметились 2 направления: первое определяет экобиоморфу как биоморфу + экоморфу; второе понимает экобиоморфу как синтез многих — анатомических, морфологических, биологических, физиологических и др. — признаков. Изучение архитектурных моделей у нас находится еще в самом начале.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алеев Ю. Г. Экоморфология. Киев: Наукова думка, 1986. 423 с. — *Акульшина Н. П., Елманова О. Н.* Сравнение экобиоморф однодольных трав в различных высотных ступенях Гиссаро-Дарваза // Флора и растительность высокогорий СССР и их хозяйственное использование. Баку: Элм, 1977. С. 59—64. — *Антропова Г. Л.* Онтогенез и жизненная форма двух лапчаток — *Potentilla stipularis, P. inquinans* (*Rosaceae*) — с верховьев Колымы // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 7. С. 918—925. — *Биокомплексная* характеристика основных ценозообразователей растительного покрова Центрального Казахстана. Л.: Наука, 1969. 336 с. — *Борисова И. В.* К биологии североказахстанских зопников (*Phlomis* L.) // Бот. журн. 1956. Т. 41, № 9. С. 1352—1355. — *Борисова И. В., Исаченко Т. И., Калинина А. В., Карамышева З. В., Рачковская Е. И.* Список основных растений Северного Казахстана по жизненным формам и эколого-фитоценотическим группам // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника.1961. Вып. 13. С. 487—514. — *Быков Б. А.* Доминанты растительного покрова Советского Союза. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1962. Т. 2. 436 с. — *Быков Б. А.* Геоботаническая терминология. Алма-Ата: Наука, 1967. 168 с. — *Быков Б. А.* Геоботанический словарь (2-е изд., перераб. и доп.). Алма-Ата: Наука, 1973. 215 с. — *Быков Б. А.* Геоботаника (3-е изд. перераб.). Алма-Ата: Наука, 1978. 287 с. — *Быков Б. А.* Экологический словарь. Алма-Ата: Наука, 1983. 216 с. — *Быков Б. А.* Основные экобиоморфы пустынных растений Туранской низменности // Эколого-физиологические исследования пустынных фитоценозов. Алма-Ата: Наука, 1987. С. 5—23. — *Гамалей Ю. В., Шийрэвдамба Ц.* Результаты анатомических исследований растений пустыни Гоби // Природные условия и биологические ресурсы Монгольской Народной Республики: Тез. докл. Междунар. конф. М.: Наука, 1986. С. 70—71. — *Генкель П. А.* Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения // Тр. ин-та физиологии растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. Т. 5, вып. 1. 237 с. — *Голубев В. Н.* О принципах статистического анализа состава экобиоморф растительных сообществ для целей фитоценологии и фитоиндикации // Количественные методы анализа растительности (Материалы IV всесоюз. совещ.). Уфа, 1974. С. 13—15. — *Голубев В. Н.* Об аналитико-синтетическом моделировании жизненных форм антофитов // Усп. соврем. биологии, 1977. Т. 84, вып. 5. С. 281—293. — *Голубев В. Н.* Методические рекомендации к составлению региональных биологических флор. Ялта: Изд-во ГНБС, 1981. 29 с. — *Голубев В. Н., Кобечинская В. Г.* О сопряженности некоторых биоморфологических признаков растений предгорной лесостепи Крыма // Бот. журн. 1978. Т. 63, № 12. С. 1788—1794. — *Горшкова А. А.* Экологические группы растений // Экология и пастбищная дигрессия степных сообществ Забайкалья. Новосибирск: Наука, 1977. С. 15—16. — *Горшкова А. А., Копытова Л. Д., Спивак А. И.* Влияние недостаточного увлажнения и пониженных температур степного Забайкалья на морфофизиологические свойства травянистых растений // Изв. Биол.-геогр. науч.-исслед. ин-та при Иркутском гос. ун-те. 1969. Т. 23, вып. 3. С. 67—79. — *Губанов И. А., Работнов Т. А., Тихомиров В. Н.* Подготовка «Биологической флоры» Московской области // Бот. журн. 1970. Т. 55, № 10. С. 1548—1553. — *Дервиз-Соколова Т. Г.* Об определении жизненной формы растений // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки, 1981. № 12. С. 62—68. — *Ермакова И. М.* Овсяница луговая // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1976. Вып. 3. С. 105—118. — *Журавлева Н. А.* Взаимосвязь некоторых эколого-биоморфологических свойств и физиологических показателей степных растений // Экология и пастбищная дигрессия степных сообществ Забайкалья. Новосибирск: Наука, 1977. С. 124—152. — *Зозулин Г. М.* Аспекты учения о жизненных формах растений в биосферном плане // Тр. МОИП. 1976. Т. 42. С. 45—54. — *Измайлова Н. Н.* Водный режим // Степи Восточного Хангая. М.: Наука, 1986. С. 99—126. — *Козо-Полянский В. М.* Случаи превращения биоморф культурных растений и их значение // Тр. Воронежск. гос. ун-та. Науч. сообщ. и автореф. Воронеж, 1945. Т. XIII, вып. 1. С. 46—50. — *Колпиков Д. И.* Сравнительное изучение водного режима и засухоустойчивости стипаксерофитов // Памяти академика А. А. Максимова. М.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 57—68. — *Коровин Е. П.* Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1962. Кн. II. 547 с. — *Крылов А. Г.* Жизненные формы лесных фитоценозов. Л.: Наука, 1984. 181 с. — *Лавренко Е. М.* Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова // Изв. АН СССР. Сер биол. 1964. № 1. С. 32—46. — *Лавренко Е. М.* Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова // Проблемы современной ботаники. М.; Л.: Наука, 1965. Т. 2. С. 364—378. — *Лавренко Е. М., Свешникова В. М.* О синтетическом изучении жизненных форм на примере степных дерновинных злаков (предварительное сообщение) // Общая биология. 1965. Т. 26, № 3. С. 261—275. — *Лавренко Е. М., Свешникова В. М.* Об основных направлениях изучения экобиоморф в растительном покрове // Основные проблемы геоботаники. Л.: Наука, 1968. С. 10—15. — *Левина Р. Е.* Репродуктивная биология семенных растений. (Обзор проблемы). М.: Наука, 1981. 96 с. — *Мазуренко М. Т.* Онтогенез багульника подбелого *Ledum hypoleucum* Kom. (*Ericaceae*) на юге Дальнего Востока // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90, вып. 3. С. 73—84. — *Мазуренко М. Т.* Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера: Автореф. дис.... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1986. 41с. — *Нухимовский Е. Л.* О понятии «жизненная форма» // Интродукция новых лекарственных растений. М.: Изд-во ВИЛР, 1973. Вып. 5. С. 222—232. — *Нухимовский Е. Л.* Теория организации жизненных форм семенных растений и опыт использования ее при изучении лекарственных растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1983. 49 с. — *Пономарева И. Н.* Экология растений с основами биогеоценологии. М.: Просвещение, 1978. 208 с. — *Работнов Т. А.* Фитоценология (2-е изд.). М.: Изд-во МГУ, 1983. 293 с. — *Рахимова Т.* Экология растений горной полупустыни Узбекистана // Эколого-физиологические исследования пустынных фитоценозов. Алма-Ата: Наука, 1987. С. 98—104. — *Рахимова Т.* Биолого-экологические основы адаптации растений к условиям адырной зоны Узбекистана: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ташкент, 1988. 46 с. — *Свешникова В. М., Лавренко Е. М.* Значение комплексных исследований компонентов растительных сообществ // Биокомплексная характеристика основных ценозообразователей растительного покрова Центрального Казахстана. Л.: Наука, 1969. С. 7—10. — *Серебряков И. Г.* Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных // Уч. зап. МГПИ им. В. П. Потемкина. 1954. Т. 37, вып. 2. С. 21—89. — *Серебряков И. Г.* Основные направления эволюции жизненных форм покрытосеменных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т. 60, вып. 3. С. 71—91. — *Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 379 с. — *Серебряков И. Г.* Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964. Т. 3. С. 146—208. — *Серебряков И. Г.* К изучению жизненных форм растений пустынной и тундровой зон СССР // Проблемы современной ботаники. М.; Л.: Наука, 1965. Т. 2. С. 17—22. — *Серебрякова Т. И.* Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Ботаника. М.: Изд-во ВИНИТИ, 1972. С. 84—169. — *Серебрякова Т. И.* Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып. 5. С. 112—128. — *Серебрякова Т. И.* Модели побегообразования и некоторые пути эволюции в роде *Gentiana* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 6. С. 97—109. — *Серебрякова Т. И.* Еще раз о понятии «жизненная форма» у растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85, вып. 6. С. 75—86. — *Серебрякова Т. И.* Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы, структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. С. 161—179. — *Серебрякова Т. И.* О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и ритм развития высших растений (Межвузовский сборник научных работ). М., 1987. С. 3—19. — *Серебрякова Т. И., Полынцева Н. А.* Ритм развития побегов и эволюция жизненных форм в роде *Aconitum* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 69, вып. 6. С. 78—97. — *Слемнев Н. Н.* Фотосинтез // Сухие степи МНР. Ч. 2. Стационарные исследования (сомон Унджул). Л.: Наука, 1988. С. 6—31. — *Слемнев Н. Н.* Экология фотосинтеза в связи с закономерностями жизнедеятельности растений степей и пустынь Монголии: Автореф. дис. ...д-ра биол. наук. Л., 1990. 36 с. — *Хохряков А. П.* Изменение образа жизни растений в онтогенезе // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39, № 3. С. 357—372. — *Хохряков А. П.* Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 168 с. — *Ценопопуляции растений* (Основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с. — *Цыганов Д. Н.* Системы экоморф и индикация основных экологических режимов местообитания // Экология. 1975. № 6. С. 15—22. — *Цыганов Д. Н.* Экоморфы флоры хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1976. 60 с. — *Шереметьев С. Н., Жаргалсайхан Л.* Экология водного режима степных растений Монголии. Л., 1990. 110 с. — *Юрцев Б. А.* Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники // Тр. МОИП. 1976. Т. 42. С. 9—44. — *Fekete G., Szujko-Lacza J.* A survey of the plant life-form systems and the respective research approaches // Ann. Histor.-Natur. Musei Nat. Hungarici. T. 62. Pars Botanica. 1970. II. P. 116—127. — *Hallé F.* The concept of architectural models in vascular plants // XII Междунар. ботан. конгресс: Тез. докл. Л.: Наука, 1975. Т. 1. С. 216. — *Hallé F., Oldeman R. A. A.* Essai sur l'architecture et la dynamique de crossance des arbres tropicaux. Paris: Mason, 1970. 178 p. — *Raunkiaer C.* The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford: Clarendon Press, 1934. 632 p. — *Szujko-Lacza J., Fekete G. A.* Survey of the plant life-form systems and the respective research approaches // Ann. Histor.-Natur. Musei

Nation. Hungarici. T. 61. Pars Botanica. 1969. I. P. 129—139. — *Warming E.* Über perenne Gewächse // Bot. Centralblatt. 1884. Bd 18, Hf 19. S. 16—22.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 7 IV 1991

SUMMARY

All the concepts (biomorph, ecobiomorph and architectural model) are valid in modern biomorphology and geobotany. They differ in sets of habitual and adaptive features. The relations among them are as follows: architectural model is the structural basis of the biomorphs (= life forms) and biomorph is the structural basis of ecobiomorphs. Architectural models help to study the vertical structure of plant communities and the diversity of ecological niches; the concept of biomorph is required for the analysis of the sinusial structure of communities and the concept of the ecobiomorphs is important for identification of phytocoenotypes and life strategies of plants.

УДК 581.331.2 : 582.973

© 1991 г.

М. А. Вишнякова

УЛЬТРАСТРУКТУРА ПЫЛЬЦЕВОГО ЗЕРНА *LONICERA TURCZANINOWII* (*CAPRIFOLIACEAE*) В ПРОЦЕССЕ ЕГО СОЗРЕВАНИЯ

M. A. VISHNYAKOVA. THE ULTRASTRUCTURE OF POLLEN GRAIN IN *LONICERA TURCZANINOWII* (*CAPRIFOLIACEAE*) IN THE PROCESS OF ITS MATURATION

В процессе созревания пыльцевого зерна жимолости выделено 4 этапа, четко различающихся по ультраструктуре. В течение первых 3 этапов, приходящихся на период между первым и вторым пыльцевыми митозами, происходит усиленный рост пыльцевого зерна, формирование интины, синтез и резорбция крахмала и липидов, образование интенсивной мембранной системы вегетативной клетки за счет деятельности ЭР и аппарата Гольджи. 4-й этап — дегидратация пыльцевого зерна — характеризуется затуханием метаболических процессов. Зрелое пыльцевое зерно жимолости имеет ультраструктуру, характерную для 3-клеточных мужских гаметофитов. В его вегетативной клетке сильно развиты хондриом и мембранная система, отсутствуют высокомолекулярные запасные вещества. Эти характеристики являются типичными для системы, готовой к импульсивному изменению метаболизма, т. е. быстрому прорастанию.

Исследование структурных особенностей пыльцевого зерна в процессе его формирования, созревания и прорастания обусловлено как практическими потребностями, связанными с проблемами внутри- и межвидовой несовместимости, так и теоретическим интересом к мужскому гаметофиту как высокоспециализированной системе.

Анализ многочисленных работ, посвященных ультраструктуре пыльцевых зерен покрыто- и голосеменных растений, относящихся к различным семействам, свидетельствует о том, что, несмотря на общность онтогенетических событий, пыльцевые зерна растений разных таксонов могут иметь специфические особенности организации на разных этапах их развития. В процессе созревания пыльцевого зерна эти особенности, в частности, отражают приобретение им адаптационных механизмов, связанных со способом опыления и взаимодействием с пестиком.

Жимолость — энтомофильное растение, обладающее самонесовместимостью, генетическая природа которой пока не установлена. Предпринятые нами эмбриологические исследования жимолости (Вишнякова, 1983, 1987, 1988; Плеханова, Вишнякова, 1986; Камелина и др., 1987) позволили охарактеризовать некоторые этапы ее микроспорогенеза, функционирование амебоидного тапетума в пыльнике и морфологические особенности последнего.

Настоящая работа посвящена детализации ультраструктурных характеристик созревающего пыльцевого зерна жимолости. Под созреванием обычно понимают период, следующий за первым пыльцевым митозом до момента вскрывания пыльника. Именно в этот интервал времени в мужском гаметофите происходит становление механизмов, которые в конечном счете обусловливают возможность его взаимодействия с пестиком. К этим механизмам относятся формирование интины, завершение оформления пор, накопление запасных питательных веществ и перевод их в низкомолекулярные соединения, т. е. мобилизация энергетических ресурсов. У 3-клеточных пыльцевых зерен, к которым относится и пыльцевое зерно жимолости, в этот ряд событий включается и второй пыльцевой митоз.

Материалы и методы

Пыльники жимолости *Lonicera turczaninowii* Pojark. (сем. *Caprifoliaceae*) после определения стадии развития с помощью светового микроскопа фиксировали для электронномикроскопического исследования в 2.5%-ном растворе глутаральдегида на фосфатном буфере (pH=7.2) с постфиксацией в 2%-ном растворе четырехокиси осмия. Фиксированный материал обезвоживали в серии спиртов восходящей концентрации и ацетоне и заливали в аралдит. Ультратонкие срезы контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца и исследовали в электронном микроскопе JEM-7. Полутонкие срезы пыльников окрашивали толуидиновым синим и алциановым синим.

Результаты исследования

В процессе созревания пыльцевого зерна жимолости можно выделить 4 этапа, четко различающиеся особенностями топографии и ультраструктуры. Эти этапы соответствуют следующим онтогенетическим событиям: 1) подготовка к синтезу конституционных и запасных питательных веществ; 2) их накопление; 3) резорбция питательных веществ; 4) дегидратация пыльцевого зерна. В соответствии с этой этапностью мы и опишем ультраструктуру созревающего пыльцевого зерна жимолости.

1. Этап подготовки к синтезу конституционных и запасных питательных веществ довольно длительный и характеризуется значительными изменениями в топографии и размерах пыльцевого зерна. Непосредственно после первого митоза объем центральной вакуоли начинает уменьшаться, а объем самого пыльцевого зерна увеличиваться. Вегетативное ядро в этот период крупное, округлое, со слабо конденсированным хроматином. В цитоплазме вегетативной клетки наблюдается большое количество недифференцированных пластид, полисомы, крупные митохондрии со слабо выраженной внутренней структурой. Профили АЭР и ГЭР часто наблюдаются в периферической цитоплазме. Характерно большое количество пузырьков, имеющих, по-видимому, ретикулярное происхождение, так как диктиосомы аппарата Гольджи в это время очень немногочисленны.

Начинается обособление генеративной клетки. Оно осуществляется путем образования мелких вакуолей, которые топографически очерчивают границы генеративной клетки. Увеличение и слияние этих вакуолей приводят к тому, что между протопластами двух клеток остаются только цитоплазматические мостики, которые постепенно истончаются и рвутся (табл. I, *1*).

Именно в это время начинается формирование интины. Плазмалеммы обеих клеток имеют сильно волнистый контур. Профили ГЭР часто наблюдаются в контакте с плазмалеммой. Наблюдается выделение пузырьков разных размеров в экстраплазматическое пространство. Особенно интенсивно этот процесс осуществляется в районе пор (табл. I, *3*, *стрелки*).

Начало формирования интины совпадает с активизацией аппарата Гольджи и началом амилогенеза. Строма пластид в обеих клетках уплотняется, из округлых они становятся вытянутыми, в пластидах вегетативной клетки отмечается появление крахмальных зерен. В цитоплазме обеих клеток появляются немногочисленные липидные глобулы. По всему объему цитоплазмы наблюдаются диктиосомы аппарата Гольджи. Особенно активна эта органелла в районах проростковых пор. Наблюдается выделение многочисленных пузырьков за плазмалемму, свидетельствующее о создании полисахаридного матрикса интины (табл. II, *2*). Продолжается выделение пузырьков ретикулярного происхождения (табл. II, *1*, *3*).

Электроннопрозрачное пространство между двумя клетками заполняется пузырьками, которые, сливаясь, формируют ее стенку. В этом процессе принимают участие протопласты обеих клеток. Видны сильная извилистость плазмалемм и отчленение от них пузырьков. По мере формирования этой стенки в цитоплазме генеративной клетки, которая приобретает уплощенную линзовидную форму, начинают наблюдаться отличительные особенности. В световом микроскопе это выражается в увеличении ее базофилии, что после наблюдения в электронном микроскопе объясняется повышением плотности цитоплазмы и соответственно увеличением парциального объема рибосом. Появление мелких вакуолей и миелиновых структур, по-видимому, свидетельствует о начале автолитических процессов (табл. I, *2*).

Центральная вакуоль исчезает. Ядро вегетативной клетки приобретает лопастную форму.

2. Период накопления запасных питательных веществ характеризуется усиленным формированием амилопластов, липидных тел и вакуолей в цитоплазме вегетативной клетки. Амилопласты, сосредоточенные преимущественно в центре пыльцевого зерна, крупные, со светлой стромой, содержат от 1 до 3 крупных крахмальных зерен.

Вакуоли большие, имеют извилистые контуры, что обусловлено складчатостью тонопластов.

В отличие от крахмальных включений липидные глобулы располагаются главным образом по периферии протопласта. Они, сливаясь друг с другом, образуют большие скопления и в виде конгломератов или отдельных капель выделяются в вакуоли. Часть глобул по гиалоплазме продвигается к периферии пыльцевого зерна, где вступает в контакт с плазмалеммой (табл. II, *5*; III, *1*).

В цитоплазме отмечается большое количество одиночных цистерн ГЭР с расширенными межмембранными пространствами, которые могут быть как электроннопрозрачными, так и заполненными веществом средней электронной плотности. Сильна насыщенность цитоплазмы рибосомами.

В этот период происходит перемещение генеративной клетки в центр пыльцевого зерна.

3. В период резорбции питательных веществ генеративная клетка находится в центре пыльцевого зерна. Она приобретает вытянутую уплощенную форму. Ее очень плотная цитоплазма с мелкими вакуолями с трудом позволяет идентифицировать отдельные органеллы. Несомненно наличие сильно редуцированных лейкопластов и немногочисленных митохондрий. Ядро генеративной клетки приступает к делению (табл. III, *3*).

Продолжается поступление веществ цитоплазмы в интину. Все большее число липидных глобул выстраивается по периферии клетки, вступая в контакт с плазмалеммой.

По-прежнему осуществляется выделение пузырьков. Однако в отличие от предшествующих этапов происхождение этих пузырьков не ясно (табл. III, *1*).

Интина в это время представляется как целостное образование, окружающее протопласт вегетативной клетки. Это неравномерный по толщине, но однородный по контрасту слой средней электронной плотности, испещренный многочисленными канальцами с темным содержимым. При окрашивании полутонких срезов пыльников толуидиновым синим и алциановым синим интина имеет ровную голубую окраску, что свидетельствует в первом случае о наличии в ней белков, во втором — пектиновых веществ. Наибольшей толщины интина достигает в районах проростковых пор (табл. II, *5*; III, *2*).

Осуществляется растворение крахмала, что морфологически выражается в уменьшении размеров крахмальных зерен, потере ими четких контуров и общей дезинтеграции амилопластов (табл. II, *4*; III, *1*). Большинство вакуолей содержит мелкоструктурированный материал. Тонопласты вакуолей зачастую приходят в контакт с амилопластами, что позволяет предположить, во-первых, литические свойства их содержимого, во-вторых, переход в них продуктов гидролиза крахмала. Липидные капли также могут приходить в контакт с амилопластами. При этом граница между ними становится практически не различимой (табл. III, *1*). Продолжается выделение липидных тел в вакуоли.

4. Дегидратированное пыльцевое зерно очень трудно поддается изучению как в световом, так и в электронном микроскопе. Это связано с тем, что плотная гиалоплазма и многочисленные вакуоли маскируют другие цитоплазматические включения и органеллы. Кроме того, мембраны перестают различаться как бислой, непрерывная плазмалемма не идентифицируется. Рибосомы различимы с трудом.

Характерной особенностью зрелых пыльцевых зерен жимолости является чрезвычайное развитие хондриома. Крупные митохондрии с хорошо развитыми длинными кристами и мелкие везикулы являются основными компонентами периферийного слоя цитоплазмы (табл. III, *4*).

В центральной зоне цитоплазмы вегетативной клетки наблюдается обильное развитие ГЭР и многочисленных вакуолей. Профили ГЭР часто располагаются параллельно тонопластам вакуолей. О большой активности вакуома в этот период свидетельствует выделение в вакуоли многочисленных пузырьков разных размеров, а также участков гиалоплазмы, ограниченных мембранами. Содержимое вакуолей, судя по морфологии, разнообразно: оно может быть электроннопрозрачным и фибриллярным с различной степенью структурированности (табл. III, *4*).

В центре пыльцевого зерна в это время находятся также вегетативное ядро и два линзовидных спермия. Однако их диспозицию мы наблюдали только в световом микроскопе.

В аркадах экзины зрелого пыльцевого зерна наблюдается мелкофибриллярный материал (табл. III, *2*). Судя по нашим предыдущим наблюдениям за деятельностью тапетума, эти включения экзины являются его производными.

На поверхность зрелого пыльцевого зерна осаждаются вещества также тапетального происхождения. Основным содержимым этих веществ, относящихся к полленкиту или трифинам, являются липидные глобулы (табл. III, *2*).

Зрелые пыльцевые зерна достигают диаметра 37.9—55.3 мкм, 3-порово-бороздные, сфероидальные. Сэкзина столбчатая с шипиками, нэкзина мощная, гомогенная.

Обсуждение

В процессе созревания пыльцевого зерна жимолости осуществляется неоднократная перестройка клеточных органелл, отражающая их функциональную нагрузку, соответствующую происходящим в пыльцевом зерне процессам. Все эти процессы в конечном счете обусловливают подготовку мужского гаметофита к взаимодействию с пестиком. Не вдаваясь в детальное обсуждение ультраструктурных преобразований созревающего пыльцевого зерна жимолости, обсудим превращение его в систему, готовую к этому взаимодействию.

Ультраструктурные характеристики свидетельствуют о высокой метаболической активности пыльцевого зерна жимолости в период между первым и вторым пыльцевыми митозами. В это время происходит усиленный рост пыльцевого зерна, формирование интины, синтез крахмала и липидов, оформление генеративной клетки, включающее построение ее оболочки, передвижение внутри вегетативной клетки, подготовку к делению и сопутствующие изменения ее ультраструктуры.

Наряду с этим происходит наращивание мембранных элементов за счет деятельности ЭР и аппарата Гольджи. Наличие в протопласте вегетативной клетки в качестве запасных веществ одновременно крахмала и липидов характерно для многих покрытосеменных. Роль крахмала как источника низкомолекулярных углеводов, необходимых для обеспечения дыхания и регуляции осмотического давления, понятна. Не исключена его роль в создании интины (Willemse, Reznikova, 1980). Роль липидов более дискуссионна. Полагают, что липиды могут быть резервами высокоэнергетического материала и потенциальным источником короткозвенных углеводородов, необходимых для синтеза мембран и других липид-содержащих компонентов — предшественников оболочки пыльцевой трубки (Fawcette, 1966; цит. по: Kozar, 1974; Sanger, Jackson, 1971). С помощью меченых атомов на пыльцевых зернах *Lilium longiflorum* показана возможность взаимопревращения крахмала и липидов и в конечном счете участие обоих этих веществ в углеводном метаболизме зрелого пыльцевого зерна (Miki-Hirosige, Nakamura, 1983). M. Cresti с соавторами (1983) предположили участие липидов в создании гликолипидов или гликопротеидов, которые могут быть задействованы в процессах клеточного узнавания при взаимодействии с пестиком.

В созревающем пыльцевом зерне жимолости нами отмечены следующие особенности липидного метаболизма: тесный контакт липидных капель с амилопластами; выделение отдельных липидных капель или их конгломератов в вакуоли, которые в свою очередь также контактируют с пластидами; ассоциация липидных глобул с плазмалеммой. В последнем случае ярко выражена тенденция липидной эккриновой секреции. Этот процесс происходит одновременно с выделением и инкорпорированием в интину большого количества пузырьков ретикулярного и диктиосомного происхождения. Вполне возможно, что именно таким образом в экстраплазматическое пространство выделяются предшественники для синтеза липопротеидов и гликолипидов, которые, как известно, являются компонентом интинных включений пыльцевых зерен покрытосеменных. Однако в пыльцевом зерне жимолости имеются структурные предпосылки и для внутриклеточного синтеза этих веществ. Ими являются ассоциация липидных тел с амилопластами в период растворения в них крахмала и выделение липидов в вакуоли, в которых, по мнению ряда исследователей, происходит их переработка (Jensen et al., 1968a; Kozar, 1974; Brighigna et al., 1981). Литическая функция вакуолей в зрелом пыльцевом зерне жимолости представляется нам вполне вероятной еще и из-за наличия у них ретикулярных обкладок, а также из-за контактов с дезинтегрирующими амилопластами. Осуществляя гидролиз крахмала и липидов, вакуоли могут одновременно служить резервуарами для хранения низкомолекулярных продуктов их распада. Ассоциация вакуолей с ГЭР, выделение в них пузырьков ретикулярного происхождения и участков гиалоплазмы, окруженных мембранами, являются типичным морфологическим проявлением поступления белков в вакуоли (Соболев, 1985). Вполне возможно, что в вакуоле пыльцевого зерна синтезируются и содержатся вещества, которые не только резервируются в нем для последующего потребления при прорастании, но хотя бы частично выводятся из протопласта и поступают в интину. Основанием для подобной посылки нам служит представление о том, что вакуолярная система участвует в образовании белка именно на «экспорт» (Робертис и др., 1973).

Здесь нам представляется уместным пунктирно очертить основные особенности формирования интины в пыльцевом зерне жимолости. Известно, что интина, впоследствии дающая начало пыльцевой трубке, — внутренняя часть спородермы и в отличие от ее внешних сфер, в построении которых задействованы спорофитные ткани, полностью создается самим пыльцевым зерном (Heslop-Harrison, 1975). Начало этого процесса в пыльцевом зерне жимолости осуществляется в районах пор путем экзоцитоза пузырьков ретикулярного происхождения. Позднее к созданию интины подключается аппарат Гольджи посредством экзоцитоза своих везикул, либо передачей их содержимого в ГЭР. На заключительных этапах развития пыльцевого зерна, когда интина представляет собой довольно целостное образование аморфно-фибриллярного типа, наряду с пузырьками неустановленного происхождения в нее поступают липидные компоненты. Их выделение из протопласта происходит скорее всего путем эккриновой секреции.

Таким образом, в пыльцевом зерне жимолости мы наблюдаем структурные предпосылки для поступления в интину веществ белкового, полисахаридного и липидного характера.

Ряд исследователей свидетельствуют, что белки вносятся в интину до полисахаридов (Knox, Heslop-Harrison, 1971; Mascarenhas, 1975, и др.). J. Mascarenhas (1975) считает, что во время раннего периода построения интины в нее вносятся главным образом гидролитические ферменты. Инициация этого процесса в районе пор становится понятной, поскольку основная гидролитическая активность интины наблюдается именно в районе поры (Knox, Heslop-Harrison, 1970) — месте первого контакта с пестиком. По-видимому, только после поступления ферментов такого рода и создания полисахаридного матрикса в интину поступают сложные вещества типа липопротеидов и гликолипидов, которые будут задействованы в процессах межклеточного узнавания.

Период после второго митоза характеризуется дегидратацией пыльцевого зерна, что морфологически выражается в сильной плотности цитоплазмы, уменьшении объема вакуолей и приобретении ими извилистых контуров, а также в отсутствии морфологической идентификации мембран как бислоя. Все это свидетельствует о затухании метаболических процессов и о переходе органелл в покоящиеся формы. Состояние дегидратации пыльцевого зерна J. Heslop-Harrison (1979) сравнивает с состоянием сухих семян, у которых клеточные мембраны также не существуют как стойкий бислой, но восстанавливают свою структуру при увлажнении семени (Simon, 1974).

Такую специфическую особенность зрелых пыльцевых зерен, как наличие в них многочисленных пузырьков — производных диктиосом Гольджи, — также связывают с их обезвоживанием (Abreu, Dexheimer, 1973). Известно, что функцией комплекса Гольджи, в частности, является обезвоживание и уплотнение продуктов секреции для вывода из клетки (Робертис и др., 1973).

Анализ литературы, посвященной электронно-микроскопическим исследованиям зрелых пыльцевых зерен разных растений, неизбежно приводит к выводу, что их структурно-функциональная организация зависит от количества составляющих их клеток. На целом ряде объектов показаны различия ультраструктурных и обусловленных ими физиологических характеристик 2-клеточных и 3-клеточных пыльцевых зерен (Hoekstra, Bruinsma, 1978, 1979, 1980; Hoekstra, 1979; Тарасенко, 1986; Heslop-Harrison, 1987). Известно, что 3-клеточные пыльцевые зерна быстро теряют жизнеспособность (Brewbaker, 1967); плохо сохраняются в условиях, благоприятных для длительного хранения; слабо прорастают in vitro, требуя специфической среды, на которой могут образовывать только короткие пыльцевые трубки (Hoekstra, 1979). Все это объясняется их высокой метаболической активностью. В частности, высокая респираторная активность 3-клеточных пыльцевых зерен обусловлена интенсивным развитием хондриома (Hoekstra, 1979). Показано, что после высыпания из пыльника в 3-клеточном мужском гаметофите уже не наблюдается генной транскрипции или синтеза белков (Hoekstra, Bruinsma, 1978, 1979, 1980; Heslop-Harrison, 1979). Следовательно, все компоненты, необходимые для роста пыльцевой трубки, должны быть синтезированы пыльцевым зерном до момента его прорастания. Складчатые тонопласты и многочисленные везикулы как раз и обеспечивают тот мембранный материал, который в большом количестве необходим пыльцевому зерну при прорастании (Went, 1978). Уже не оставляет сомнения факт, что содержимое пузырьков, которые впоследствии становятся доминирующим компонентом цитоплазмы пыльцевой трубки, составляют вещества-предшественники для создания ее оболочки (Larson, 1965; Dashek, Rosen, 1966; Jensen et al., 1968b; Cresti et al., 1983, и др.). Heslop-Harrison (1979) образно сравнил пыльцевую трубку 3-клеточного пыльцевого зерна ржи с автоматом, запрограммированным для единственной цели — доставки мужских гамет к зародышевому мешку и уже заряженным перед высыпанием системой, требуемой для прорастания и роста пыльцевой трубки. Он показал, что при увлажнении в случае попадания на адекватную среду происходит удивительно быстрый переход мужского гаметофита от состояния сравнительной инактивности к усиленному росту. В основе этого лежит импульсивная перестройка метаболизма.

Таким образом, ультраструктурная организация зрелого пыльцевого зерна жимолости, характеризующаяся сильным развитием хондриома, интенсивным наращиванием мембранных элементов в виде многочисленных везикул диктиосомного происхождения, развитого вакуома, цистерн ГЭР, а также полным отсутствием высокомолекулярных запасных веществ, является типичной для 3-клеточного пыльцевого зерна и представляет собой систему, готовую для быстрого прорастания пыльцевой трубки.

В качестве выводов обобщим основные онтогенетические события, происходящие в пыльцевом зерне жимолости в процессе его созревания.

1. Формирование интины начинается после первого пыльцевого митоза путем выделения в периплазматическое пространство пузырьков ретикулярного и диктиосомного происхождения. Позднее в нее поступают липидные компоненты. Процесс осуществляется до второго митоза.

2. После обособления генеративной клетки в цитоплазме вегетативной начинаются активные процессы амило- и липогенеза, а также образование крупных вакуолей. В цитоплазме генеративной клетки наблюдаются процессы автолиза и регенерации пластид.

3. Процесс деления генеративной клетки осуществляется после перехода резервных веществ в низкомолекулярные соединения.

4. В вегетативной клетке на конечных этапах развития происходит интенсивное наращивание мембранных элементов: цистерн ГЭР, пузырьков Гольджи, извилистых тонопластов. Чрезвычайно развит хондриом, много рибосом.

5. Перед высыпанием пыльцы из пыльника происходит резкое затухание метаболизма, что связано с дегидратацией пыльцевого зерна. Это выражается в невозможности морфологической идентификации мембран, уплотнении цитоплазмы, уменьшении объемов вакуолей и переходе органелл в покоящиеся формы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вишнякова М. А. Ультраструктурные аспекты развития амебоидного тапетума жимолости (*Lonicera turczaninowii* Pojark.) // Проблемы гаметогенеза, оплодотворения и эмбриогенеза. Ташкент: Фан, 1983. С. 45—47. — *Вишнякова М. А.* Ультраструктура цитоплазмы микроспороцитов жимолости в ранней профазе I мейоза // Цитология. 1987. Т. 29, № 4. С. 391—399. — *Вишнякова М. А.* Ультраструктура пыльцевого зерна *Lonicera turczaninowii* Pojark. (*Caprifoliaceae*) в процессе его созревания // Актуальные вопросы ботаники в СССР: Тез. докл. VIII дел. съезда ВБО. Алма-Ата: Наука, 1988. С. 346—347. — *Камелина О. П., Тучина Н. В., Вишнякова М. А.* Сем. *Caprifoliaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых. Л.: Наука, 1987. С. 159—168. — *Плеханова М. Н., Вишнякова М. А.* Особенности опыления и оплодотворения жимолости подсекции *Caeruleae* Rehd // Тр. по прикл. бот., ген., сел. 1986. Т. 99. С. 111—115. — *Робертис Э. де, Новинский В., Саэс Ф.* Биология клетки. М.: Мир, 1973. 487 с. — *Соболев А. М.* Запасные белки в семенах растений. М.: Наука, 1985. 112 с. — *Тарасенко Л. М.* Ультраструктура развивающихся дву- и трехклеточных пыльцевых зерен: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Кишинев, 1986. 17 с. — *Abreu I., Dexheimer J.* Etude des variations presenties, pendant la gametogenese, par les organites cytoplasmique, de la cellule vegetative des grains de pollen de queltues especes d'angiospermes // Rev. gen. bot. 1973. Vol. 80, N 953—955. P. 245—278. — *Brewbaker J. L.* The distribution and phylogenetic significance of binucleate and trinucleate pollen grains in the angiosperms // Amer. J Bot. 1967. Vol. 54, N 8. P. 1069—1083. — *Brighigna L., Fiordi A. C., Palandri M. R.* Ultrastructural investigations on the two-nucleate pollen grain of *Tillandsia caput-medusae* Morr. (*Bromeliaceae*) // Amer. J. Bot. 1981. Vol. 68, N 8. P. 1033—1041. — *Cresti M., Ciampolini F., Sarfatti G.* Ultrastructural features of *Malus communis* L. mature pollen // Pollen: biology and implications. New York: Elsevier Biomedical, 1983. P. 165—172. — *Dashek W. V., Rosen W. G.* Electron microscopical localization of chemical components in the growth zone of lily pollen tubes // Protoplasma. 1966. Vol. 61, N 1. P. 192—204. — *Heslop-Harrison J.* The physiology of the pollen grain surface // Proc. Royal Soc. Lond. 1975. Ser. B. Vol. 190. P. 275—299. — *Heslop-Harrison J.* Aspects of the structure, cytochemistry and germination of the pollen of rye *Secale cereale* L. // Ann. Bot. 1979. Vol. 44. Suppl. 1. P. 1—47. — *Heslop-Harrison J.* Pollen germination and pollen tube growth // Int. Rev. Cytol. 1987. Vol. 107. P. 1—78. — *Hoekstra F. A.* Mitochondrial development and activity of binucleate and trinucleate pollen during germination in vitro // Planta. 1979. Vol. 145, N 1. P. 25—36. — *Hoekstra F. A., Bruinsma J.* Reduced independence of the male gametophyte in angiosperm evolution // Ann. Bot. 1978. Vol. 42, N 179. P. 759—762. — *Hoekstra F. A., Bruinsma J.* Protein synthesis of binucleate and trinucleate pollen and its relationship to tube emergence and growth // Planta. 1979. Vol. 146, N 5. P. 559—566. — *Hoekstra F. A., Bruinsma J.* Control of respiration of binucleate and trinucleate pollen under humid conditions // Physiol. Plant. 1980. Vol. 48, N 1. P. 71—77. — *Jensen W. A., Fisher D. B., Ashton M. E.* Histochemical studies in pollen: storage pockets in the endoplasmic reticulum // Histochemie. 1968a. Vol. 13. P. 169—182. — *Jensen W. A., Fisher D. B., Ashton M. E.* Cotton embryogenesis: the pollen cytoplasm // Planta. 1968b. Vol. 81, N 2. P. 206—228. — *Knox R. B., Heslop-Harrison J.* Pollen-wall proteins: localization and enzymic activity // J. Cell Sci. 1970. Vol. 6, N 1. P. 1—27. — *Knox R. B., Heslop-Harrison J.* Pollen-wall proteins: electron-microscopic localization of acid phosphotase in the intine of *Crocus vernus* // J. Cell Sci. 1971. Vol. 8, N. 4. P. 727—733. — *Kozar F.* Ultrastructure of pollen of *Opuntia polyacantha* // Canad. J. Bot. 1974. Vol. 52, N. 2. P. 313—315. — *Larson D. A.* Fine structural changes in the cytoplasm of germinating pollen // Amer. J. Bot. 1965. Vol. 52, N 2. P. 139—145. — *Mascarenhas J. P.* The biochemistry of angiosperm pollen development // Bot. Rev. 1975. Vol. 41, N 3. P. 259—314. — *Miki-Hirosige H., Nakamura S.* Growth and differentiation of amiloplasts during male gametophyte development in *Lilium longiflorum* // Pollen: biology and implications in plant breeding. New York: Elsevier Biomedical, 1983. P. 141—147. — *Sanger J. M., Jackson W. T.* Fine structure study of pollen development in *Haemanthus katherinae* Baker. III. Changes in organelles during development of the vegetative cell // J. Cell. Sci. 1971. Vol. 8, N 2. P. 317—320. — *Simon E. W.* Phospholipids and plant membrane permeability // New Phytol. 1974. Vol. 73, N 2. P. 337—420. — *Went J. L. van.* The ultrastructure of impatiens pollen // Fertilization in higher plants. Amsterdam: North-Holland, 1978. P. 81—88. — *Willemse M. T. M., Reznikova S. A.* Formation of pollen in the anther of *Lilium*. I. Development of the pollen wall // Acta Bot. Neerl. 1980. Vol. 29, N 2—3. P. 127—140.

ВНИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова
Ленинград

Получено 17 I 1991

SUMMARY

There are four stages in the *Lonicera* pollen grain maturation as far as the ultrastructure is concerned. The first three stages coinside with the period between the first and second pollen mitoses. They are characterized by the increased growth of the pollen grain, by the intine formation, by the synthesis and resorbtion of starch and lipids, by the formation of extensive membrane system of vegetative cell due to the activity of the endoplasmic reticulum and Golgi apparatus. The fourth stage, the stage of pollen grain dehydration, is distinguished by the decline of metabolic processes. The *Lonicera* mature pollen grain ultrastructure is similar to that of the three-cellular male gametophytes. In its vegetative cell one can find the well developed mitochondria and the membrane system, while the high molecular reserve substances are lacking. These features are typical of a system, which is ready for the impulsive changes in its metabolism for the rapid germination in this case.

УДК 581.442(234.851)

© 1991 г.

Н. В. Шилова

О ЗАЛОЖЕНИИ И РОСТЕ ЛИСТЬЕВ У НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ ПОЛЯРНОГО УРАЛА

N. V. SHILOVA. ON THE INITIATION AND GROWTH OF LEAVES IN SOME PLANTS OF THE POLAR URALS

Изучались ранние фазы морфогенеза листьев с использованием световой и сканирующей электронной микроскопии, а также скорость и продолжительность заложения и разрастания листьев у растений разных семейств (*Saxifragaceae, Pyrolaceae, Ericaceae, Boraginaceae, Scrophulariaceae*) на Полярном Урале. В гипоарктических и горных тундрах Полярного Урала зачаточные побеги закладывались 22—35 сут, пластохрон листьев — от 12—24 ч до 2—3 (5) сут; видимый рост продолжался 16—18 сут. К осени на верхушке побега закладывались от 2—3 (5) до 12 (18) листьев. Виды с широким основанием листа и площадью листьев более 450 мм^2 — производные макрофилльной линии (например, *Lagotis glauca*) и узким основанием и площадью листьев менее 370 мм^2 — производные микрофилльной линии (*Saxifraga bronchialis*) резко различались по пластохрону, продолжительности внутрипочечного и видимого роста. Так, у *S. bronchialis* с коротким пластохроном внутрипочечный рост, периоды заложения и разрастания листьев были короче; жилкование брахидодромное. У *Lagotis glauca* с длинным пластохроном внутрипочечный рост и периоды заложения листьев продолжительнее; жилкование краспедодромное.

Привлечение временных параметров морфогенеза и в первую очередь скорости и продолжительности формирования побегов способствует пониманию общих закономерностей роста и процессов морфогенеза, а также позволяет конкретизировать ритмы формообразовательной деятельности конуса нарастания и шире использовать их в сравнительных целях при сопоставлении жизнедеятельности и строения растений в разных природно-климатических зонах и экологических условиях. Особенно актуальны эти вопросы для жизни в экстремальных условиях тундр и высокогорий. Растения Субарктики и Арктики в этом плане еще мало изучены.

Ранее по одной программе было проведено изучение растений в тундре Северо-Востока СССР: от Камчатского п-ва до о-ва Врангеля (Шилова, 1976, 1977, 1979, 1988), а также в Хибинских горах на Кольском п-ве (Скиткина, 1978). Сведения о растениях Полярного Урала в этом плане очень скудны (Серебряков, 1962; Шилова, 1967).

В связи с различиями во флорогенезе и климатических условиях в разных секторах Субарктики и Арктики представляет особый интерес сравнение общих особенностей и различий в органогенезе и росте растений, произрастающих в разных частях тундровой зоны.

Эта статья является продолжением цикла работ, в которых рассматриваются особенности ритмов роста в связи с фенологическим развитием и погодными условиями. В задачи работы входило изучение ритмов заложения и роста вегетативных побегов некоторых растений Полярного Урала.

Природные условия, материал и методика

К Полярному Уралу относят часть Северного Урала (65°40′—68°31′ с. ш.) с хребтами Ходатынский, Большой и Малый Пайпудынский высотою 1200—1300 м над ур. м. Район исследований находится в предгорьях Урала (окр. пос. Полярный) в местности, где высоты не превышают 200—400 м над ур. м., и характеризуется континентальным климатом с продолжительной зимой и коротким летом. Средняя температура воздуха в январе по многолетним данным составляет – 20, в июле – +11.9 °С; средняя продолжительность безморозного периода 54 сут. Вегетация начинается в середине июня—начале июля и заканчивается в середине августа—сентябре. Самым теплым месяцем является июль. В этом месяце обычны сутки с положительной температурой воздуха – днем 25—30, ночью – 12—17 °С; в самые жаркие дни воздух у поверхности почвы прогревается до 35—45 °С. В течение суток характерны резкие колебания температуры воздуха. Наибольшее количество осадков обычно выпадает в июле и августе. В горах встречается много снежников, где снег сохраняется в течение всего лета.

В 1988 и 1989 гг., когда проводили сбор материала, весна была ранней. В 1988 г. устойчивый переход через 0 °С наступил на 13—20 сут раньше нормы; особенно теплой была 3-я декада июня (на 4—6 °С выше нормы). Июль был жарким (на 3—5 °С выше) и сухим (30—60% нормы). Особенно тепло (на 4—6 °С выше нормы) было во 2-й декаде месяца. Среднемесячная температура воздуха в августе превышала норму на 1—2 °С, более теплыми были 1-я и 3-я декады; осадков выпало 40—70% нормы. В 1989 г. в июне рано установилась жаркая и сухая погода (среднемесячная температура на 5—6 °С выше нормы), осадков выпало меньше нормы (50—70%). Среднемесячная температура воздуха в июле превысила норму на 1—2 °С, а осадки приближались к норме. Более прохладной была 3-я декада. В августе среднемесячная температура воздуха и осадки были близки к норме. В 1-й декаде августа температура воздуха была на 1—2 °С выше нормы, 3-я декада была холодной и дождливой. Таким образом, погодные условия в июле и августе 1989 г. оказались близкими к норме; 1988 г. был теплее и суше, чем обычно.

Растительность Полярного Урала входит в зону северных тундр (Геоботаническое..., 1989). Согласно Б. Н. Городкову (1926, 1946), здесь различают 3 высотных пояса – пояс редколесий (до 200 м над ур. м.), пояс горных тундр (200—400 м над ур. м.) и пояс разреженной растительности (более 400 м над ур. м.). Горные тундры, по К. Н. Игошиной (1966), подразделены на подпоясы гипоарктических и собственно тундр. Участки, где проводили регулярные микроклиматические наблюдения и сбор материала, были заложены в разных высотных поясах: в нижней части склона северо-западной экспозиции, в поясе редколесий (уч. 1); в средней части юго-восточного склона в субгольцовом поясе в гипоарктических (кустарничково-моховых) тундрах (уч. 3); в равнинной тундре на древней речной террасе (уч. 2). Среднесуточная температура воздуха на уровне верхушек побегов (10 см над поверхностью почвы) в 1988 г. на уч. 1 была во 2-й декаде июля +16 °С, в 3-й декаде июля +14.3 °С, в 1-й декаде августа +11.7 °С; на уч. 2, более теплом, соответственно 18.5, 15.4 и 16.8. В 1989 г. тот же показатель на уч. 1 во 2-й декаде июля был +14.4 °С, в 3-й декаде июля +14.1 °С, в 1-й декаде августа +9.2 °С; на уч. 2 соответственно 18.4, 13.7 и 12.7 °С.

Объектами работы были выбраны многолетние травянистые растения – розеткообразующие длиннокорневищные *Saxifraga nelsoniana* D. Don (*Saxifragaceae*), *Pyrola minor* L. (*Pyrolaceae*), *Lagotis glauca* Gaertn. (*Scrophulariaceae*), стержнекорневые стелющиеся *Saxifraga bronchialis* L. (*Saxifragaceae*), *Eritrichium villosum* (Ledeb.) Bunge (*Boraginaceae*) и кустарничек *Andromeda polifolia* subsp. *pumila* V. Vinogr. (*Ericaceae*). Поскольку заложение листьев связано с шириной их основания и размерами, важно было, чтобы в число объектов входили растения, различающиеся по размерам и ширине основания листьев.

Для исследования ритмов заложения листьев собирали[1] вегетативные побеги средневозрастных генеративных особей в популяции в июле и 1-й декаде августа через каждые 5—7 сут, так как именно в этот период температурный режим наиболее благоприятен для роста и в это время появляется бóльшая часть зачатков листьев. Сбор материала проводили в 10—15-кратной повторности и фиксировали его в 75-градусном спирте и ФАА. При препарировании верхушечных почек и верхушек побегов под микроскопом МБС-1 определяли число зачатков листьев в разные сроки сбора; для каждого вида растений устанавливали их минимальные и максимальные значения. В последующие сроки наблюдений сравнивали между собой значения в ряду с максимальными (или соответственно с минимальными) показателями. Подтверждением достоверности является небольшая степень варьирования числа фитомеров в пределах одной пробы. Методика определения пластохрона описана раньше (Шилова, 1967).

Дальнейшее описание результатов исследования базируется в основном на данных 1988 г.

На основании полученных данных устанавливали число зачатков листьев, заложенных за лето; определяли пластохрон (в часах и сутках), его изменение в течение вегетационного периода, ритмы и продолжительность органогенеза. Изменения скорости заложения листьев сопоставляли с изменением хода среднесуточной, максимальной и минимальной за сутки температур в период летних месяцев и фенологическими фазами растений. Для выявления жилок листья просветляли в хлоралгидрате. При описании годичных побегов учитывали такие показатели, как строение и емкость верхушечных почек, развитие пазушных почек, площадь всех листьев годичного побега.

Материал для сканирующей электронной микроскопии фиксировали в глутаровом альдегиде и обезвоживали в спиртах по общепринятой методике. После высушивания при критической точке и напыления золотом верхушки побегов изучали с помощью сканирующего электронного микроскопа (JSM-35C).

Результаты исследования

Lagotis glauca — длиннокорневищное моноподиально ветвящееся розеточное растение. Годичные розеточные побеги 1—2 мм дл. с 2—3 листьями (филлотаксис 1/3) и 1—2 цветоносами. К осени на их верхушке бывает собрано до 6—7 листьев, которые принадлежат разным генерациям и заложены на 2—3 года вперед. Одну генерацию составляют 2—3 листа. Зачатки самой молодой (0.6—0.75 мм дл.) и листья следующей генерации (3—20 мм дл.) заметно различаются по размерам и развитию.

Новые листья на конусе нарастания появлялись 3 раза за лето: в конце фенофазы бутонизации, в конце цветения и при созревании семян (рис. 1, *5*). За июль и 1-ю декаду августа закладывались 3 листа (пластохрон 5—6 сут), причем 5—6-суточные периоды их заложения чередовались с 6—12-суточными пассивными интервалами. Вследствие этого полный период заложения всех листьев был несколько растянутым — около 35 сут (см. таблицу), но только 1/2 его использована на активный органогенез.

Интересно проследить, как происходит развитие листьев в период внутрипочечного роста, т. е. в первые 2 года их жизни. У листового бугорка, появившегося около конуса нарастания, образуется выемка, которая разделяет его на нижнюю часть, соответствующую основанию, и верхнюю, из которой

---

[1] Уч. 1 — *Saxifraga nelsoniana, Pyrola minor, Lagotis glauca*; уч. 2 — *Saxifraga bronchialis, Eritrichium villosum*; уч. 3 — *Andromeda polifolia*.

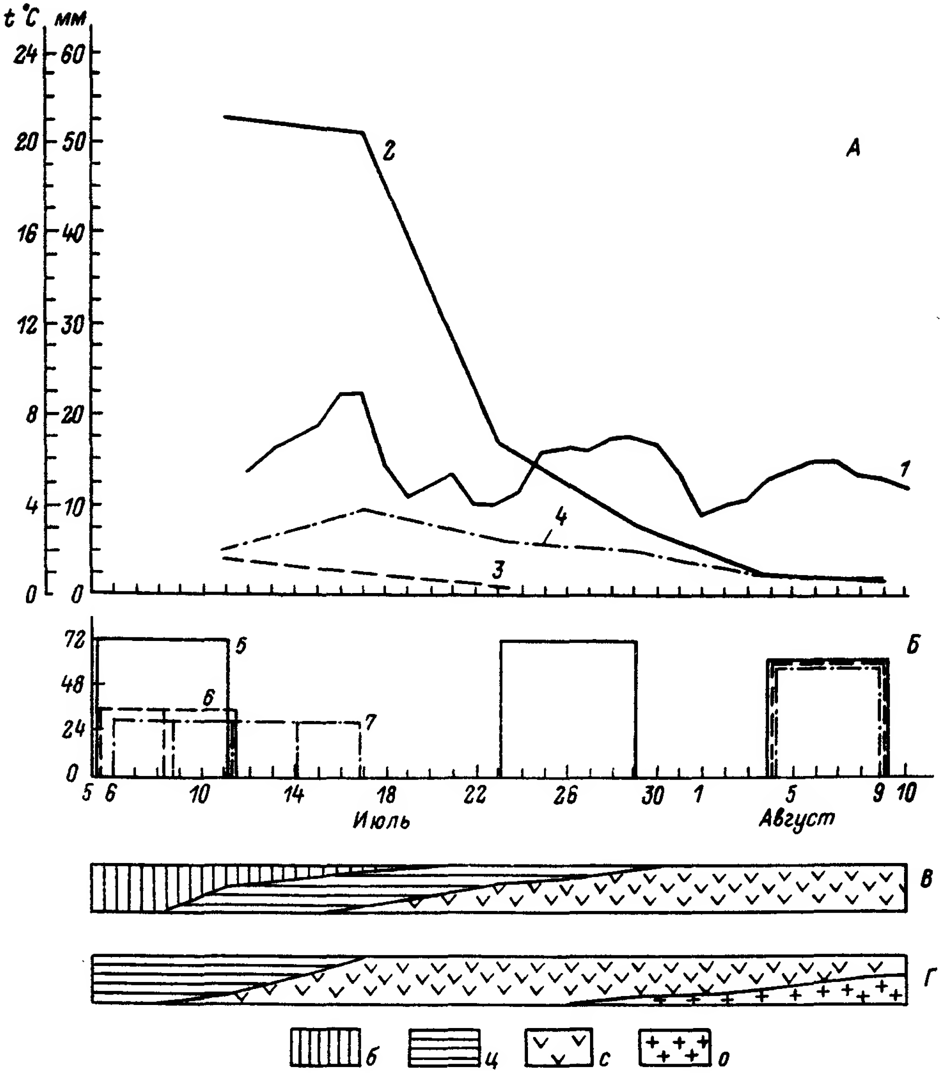


Рис. 1. Заложение листовых зачатков, фенологическое развитие и рост листьев *Lagotis glauca*, *Saxifraga nelsoniana* и *Pyrola minor* в 1988 г.

А — рост листьев (*2*, *3*, *4*) и ход среднесуточной температуры воздуха на участке на высоте 10 см от поверхности почвы (*1*). На оси абсцисс — даты сбора материала; на осях ординат — температура, °С (*левая ось*); прирост, мм (*правая*). *Б* — продолжительность заложения метамеров летом и изменение продолжительности пластохрона. На оси абсцисс — даты сбора материала, на оси ординат — пластохрон, ч. *В*, *Г* — фенологическое развитие, *б* — бутонизация, *ц* — цветение, *с* — плодоношение, *о* — осыпание семян. *2*, *5*, *В* — *Lagotis glauca*; *3*, *6*, *Г* — *Saxifraga nelsoniana*; *4*, *7* — *Pyrola minor*. *Число столбиков* соответствует числу заложенных листьев; *высота столбиков* — относительная продолжительность пластохрона, *разрывы между ними* — паузы.

развивается пластинка листа. Основание листа широкое, но края его еще не смыкаются. Разросшееся в ширину (по окружности) основание 2-го листового зачатка замыкается и полностью охватывает 1-й лист с апексом по окружности (табл. I, *1*). Вследствие неравномерного роста формирующегося цилиндрического листа в средней его части образуется отверстие, которое маркирует границы основания и пластинки (табл. I, *2*). Книзу от него находится сросшееся своими краями в трубку основание, кверху — трубчатая зачаточная пластинка. Каждый следующий, более развитый, лист подобно 2-му полностью охватывает располо-

Продолжительность заложения зачатков листьев

Вид	Емкость верхушечной почки	Продолжительность органогенеза, сут						Пластохрон, сут		Число заложенных летом листовых зачатков	
		полный период		активный период		пассивный период					
		1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Lagotis glauca	6—7	35	6	17	6	18	0	5—6	2—4	3	2
Saxifraga nelsoniana	8—9	34	18	11	12	23	6	3—5	3—6	3	3
S. bronchialis	12—18	22	34	14	16	8	18	<1—1	0.5—1	11	15(17)
Eritrichium villosum	10—12	5	6	5	6	0	0	2.5	6	2	1
Pyrola minor	10—12(14)	34	29	16	23	18	6	2.5—3	2.5—3(6)	5	6
Andromeda polifolia	10—12	12	6	12	6	0	0	2.5—3	—	3	—

Примечание. 1 — 1988 г., 2 — 1989 г.

женный от него ковнутри более молодой лист с остальными самыми молодыми зачатками листьев и конусом нарастания (табл. I, *3*). Вследствие этих особенностей роста к осени конус нарастания скрыт многослойным покровом из последовательно вложенных друг в друга 5—6 зачатков листьев, а также влагалищ закончивших рост и уже отмерших листьев. В период внутрипочечного роста развитие листьев *Lagotis glauca* весьма сходно с развитием листьев некоторых двудольных типа *Caltha palustris* L. и однодольных *Allium cepa* L. (Roth, 1949; Эсау, 1969). За 1-й год развития в почке зачатки листьев вырастают до 10 мм, к осени 2-го года — до 20—30 мм. У 4—5 листьев, длина которых составляет 1/100—1/50 длины взрослого листа, образуются зачатки зубцов; в пазухах этих листьев закладываются цветочные почки. Формирование этих почек, так же как и развитие листьев, продолжается около 2 лет.

У закончивших рост листьев пазушные цветоносы достигают 11—13 мм дл. Они зацветают на следующий год после развертывания их кроющих листьев.

Следует отметить, что цилиндрическими бывают только молодые листья в период внутрипочечного роста. Позднее, когда образуется черешок, в процессе видимого роста их пластинка развертывается, края ее открываются, и она приобретает обычную для листьев двудольных форму — становится билатеральной.

Разрастание 2—3-го листа приходится на начало июля и продолжается более 2 нед (5 VII—23 VII). Максимальные приросты — до 12.6 мм/сут — отмечены в 1-й декаде июля. Площадь всех закончивших рост листьев годичного побега составляет до 5000 мм^2. После отмирания пластинки влагалища засохших листьев еще функционируют как наружные почечные покровы. Жилкование листьев краспедодромное.

Saxifraga nelsoniana — длиннокорневищное симподиально ветвящееся розеточное растение. Укороченные годичные побеги до 10—11 мм дл. с 3—5 листьями (филлотаксис 2/5). К осени верхушечные почки (3.5—4 мм дл.) состоят из 8—9 листовых зачатков (4—6 чешуевидных и 4—5 листьев).

В 1-й декаде июля перед наступлением фенофазы цветения и в начале цветения сравнительно быстро (пластохрон 3 сут) образовались 2 листовых зачатка (рис. 1, *6*). Затем в течение 3 нед новые листья не закладывались. Следующий, 3-й, листовой зачаток образовался (пластохрон 5 сут) в 1-й декаде августа, в конце фенофазы созревания семян. Таким образом, заложение всех листьев у растений этого вида продолжалось более месяца, но только 1/3 часть этого времени была затрачена на активные органообразовательные процессы.

1-й (счет листьев ведется сверху, от конуса нарастания) листовой зачаток не расчленен. Перетяжка, разделяющая листовой зачаток на основание и верхнюю часть (позднее формирующую пластинку листа), образуется у 2-го листа (0.2—0.25 мм) — его длина составляет примерно 1/100 от таковой взрослого листа (табл. I, *4*). С 3-го листа (0.5 мм дл. — примерно 1/50 дл. взрослого листа) закладываются зачатки зубцов в базипетальной последовательности (табл. I, *5*, *6*). Подрастание 4-го листа, длина которого соответствует 1/24 дл. взрослого листа, произошло за счет основания и пластинки, но особенно росло в длину основание. У 6-го листа (2.1 мм), длина которого составляет примерно 1/12 от размеров закончивших рост листьев, сформировались 2 боковые жилки.

Уже в почке чешуевидные листья отличаются от ассимилирующих листьев широким черешковидным основанием и маленькой пластинкой. У развитых листьев черешок и жилки более высоких порядков образуются позднее — в процессе видимого роста.

Разрастание всех листьев начинается почти одновременно и продолжается более 2 нед (5 VII—23 VII). Максимальные приросты — до 0.68 мм/сут — отмечены в 1-й декаде июля. В фенофазу цветения приросты снижаются. Закончившие рост листья имеют пластинку до 24 мм дл., площадь всех листьев на годичном побеге составляет более 1000 мм^2; жилкование краевое краспедодромное. Основание листьев с 3 жилками.

Saxifraga bronchialis — стержнекорневое симподиально ветвящееся стелющееся (подушковидное) травянистое растение с полициклическими удлиненными (10—12 мм) и укороченными (2—3 мм) побегами. Для обоих типов побегов характерны большое число очень мелких (10—11 мм дл.) спирально расположенных (2/5 или 3/8) листьев и короткие междоузлия. Верхушечные почки (до 10 мм дл.) открытые (табл. II, *1*), емкостью 12—18 зачатков листьев. В связи с тем что специальные почечные покровы не развиваются, переход от развитых листьев побега к наружным листьям почки и от последних к внутренним листьям почки постепенный, что осложняет установление границ почки.

Заложение листьев происходило в июле (рис. 2, *4*). В 1-й декаде июля одновременно с фенофазой цветения были отмечены максимальные приросты листьев и наибольшая скорость заложения зачатков листьев. В конце цветения они закладывались медленнее. В 1-ю и 3-ю декаду июля за 4—5 сут образовалось по 4—5 зачатков листьев (пластохрон 19—24 ч). В конце июля заложение листьев происходило медленно (пластохрон 6 сут) и появился 1 лист. Двухкратное быстрое заложение фитомеров разделял 8-суточный пассивный перерыв. Продолжительность заложения всех листьев в июле составила около 22 сут, причем бóльшую часть — примерно 2/3 — этого времени органогенез шел активно. *S. bronchialis* отличается от *S. nelsoniana* следующими особенностями: июльский органогенез слагается из 2 очень коротких периодов заложения листьев; преобладает активная фаза; пластохрон короткий, закладывается много листьев.

Первые 3 листовых зачатка (до 0.15 мм) не расчленены на основание и верхнюю часть, с узким основанием (табл. II, *2*). На верхушке 4—5-го листьев (0.27—0.5 мм дл. — от 1/40 до 1/20 дл. взрослых закончивших рост листьев) образуется остроконечие, закладывается главная жилка. У 6-го листа (0.6 мм) сформировались 2 боковые жилки и по краям пластинки видны образующиеся волоски. Позднее в морфогенезе листа боковые жилки уже не образуются. Начиная с 13—14-го листьев, длина которых соответствует примерно 1/3 дл. взрослого листа, основание немного разрастается в длину; у следующих листьев закладываются пазушные почки. Таким образом, разрастание оснований листьев и заложение пазушных почек связаны с процессами видимого роста. У *S. bronchialis* по сравнению с *S. nelsoniana* апикальный и маргинальный рост листьев рано заканчиваются, боковые жилки не разветвляются и жилкование слабое; поздно и мало разрастается основание листьев; черешок не формируется.

Видимый рост листьев в июле продолжается около 2 нед (8 VII—24 VII), и листья разрастаются последовательно. Их максимальные приросты до 0.42 мм/сут отмечены в 1-й декаде июля. Закончившие рост листья маленькие (до 10—12 мм), с простыми волосками; кроме главной, у них име-

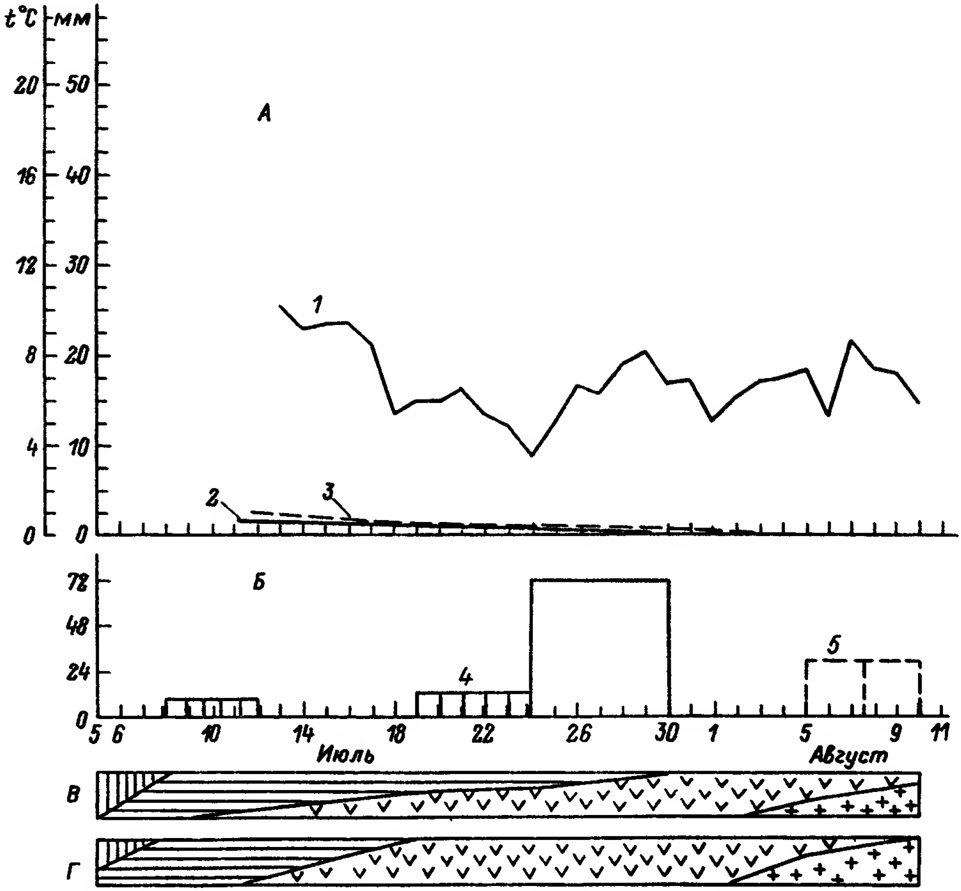


Рис. 2. Заложение листовых зачатков, фенологическое развитие и рост листьев *Saxifraga bronchialis* и *Eritrichium villosum* в 1988 г.

2, 4, *В* — *Saxifraga bronchialis*; 3, 5, *Г* — *Eritrichium villosum*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

ются только 2 боковые жилки; жилкование брахидодромное. Площадь всех листьев на годичном побеге составляет около 370 мм^2. По развитию листа *S. bronchialis* весьма сходна с видами камнеломок типа *S. funstonii* (Small) Fedde из секции *Trachyphyllum* (Шилова, 1988).

Eritrichium villosum — стержнекорневое симподиально ветвящееся стелющееся (подушковидное) травянистое растение. Годичные побеги розеточные с мелкими листьями и очень короткими междоузлиями; филлотаксис 2/5. Почки без специальных почечных покровов (табл. II, *3*), их емкость — 10—12 зачатков листьев.

В июле, когда началось цветение и происходило развертывание листьев, новые зачатки листьев на конусе нарастания не закладывались (рис. 2, *5*). Только позднее — в 1-й декаде августа — одновременно с началом фенофазы опадения семян за 5 сут появились 2 листовых зачатка (пластохрон 2.5 сут).

Три самых молодых листовых зачатка (до 0.15 мм) не расчленены, с узким основанием (табл. II, *4*). На верхушке 4—5-го листьев (0.26—0.5 мм дл. — 1/50—1/25 дл. взрослого листа) образуются первые волоски. С 6-го по 11-й листья (1—4 мм дл. — примерно 1/12—1/3 дл. закончивших рост листьев) разрастаются преимущественно верхушкой, и на их поверхности развиваются многочисленные волоски. У 6-го (2.4 мм) сформировалась главная жилка; у 7—8-го (3.0—3.3 мм) от нее ответвляются по 2 боковые жилки. Заметный рост основания листа начинается в период видимого роста с 13—14-го пластохрона, когда длина соответствующих листьев достигает около 1/3—1/2 дл. взрослого листа. Таким образом, заметные различия в развитии листьев *Eritrichium villosum* и *Saxifraga bronchialis* наступают с 6-го пластохрона (продолжительность роста последующих листьев больше, сеть боковых жилок более развита).

Рост листьев продолжается более 2 нед (6 VII—24 VII), максимальный прирост — 0.43 мм/сут. Закончившие рост листья (12—14 мм дл.) густо покрыты одноклеточными волосками, жилкование хорошо развито, краевое жилкование сетчато петлевидное. Площадь всех листьев годичного побега — 260—316 мм^2. Пазушные почки закладываются у 12—13-го листа.

Pyrola minor — длиннокорневищное симподиально ветвящееся розеткообразующее травянистое растение с полициклическими побегами. Филлотаксис вегетативных розеточных побегов (6.0—6.5 мм дл.) 1/3 или 2/5. Почки со специализированными почечными покровами (табл. II, *5*). Наружные 6—9 фитомеров (из 3—4 почечных чешуй и 3—5 зачатков листьев от 1.3 до 6.4 мм дл.) заметно отличаются от 4—6 внутренних (до 0.75 мм дл.) — зачатков следующей генерации.

В 1-й половине июля, одновременно с фенофазой цветения, сравнительно быстро (пластохрон 2.5—3 сут) образовались 4 листовых зачатка (рис. 1, *7*). Затем, когда началось созревание семян и среднесуточная температура изменялась в пределах 13.3—14.8 °С, новые зачатки листьев на конусе нарастания не появлялись в течение 18 сут. В начале августа примерно при такой же температуре, что и в июле, но медленнее, чем в начале июля, образовался последний лист (пластохрон 5 сут). Таким образом, заложение 5 листьев продолжалось немногим более месяца (34 сут), но только около 1/2 этого времени происходило активное заложение листьев.

Первые 4 самых молодых листовых зачатка (0.5—0.75 мм дл. — от 1/40 до 1/20 дл. взрослого листа) еще не расчленены (табл. II, *6*). У 5—8-го развилась главная жилка с боковыми жилками 1-го порядка и образовался черешок; у 9—13-го, которые сформировались как чешуевидные листья, черешка нет, жилкование слабое камптодромное. Вскоре после таяния снега, что на Полярном Урале происходит во 2—3-й декаде июля, почки увеличиваются в размерах. Вслед за разрастанием почечных чешуй развертываются пластинки листьев. Все листья начинают и заканчивают рост (23 VII—29 VII) почти одновременно, а их максимальные приросты до 0.8 мм/сут приходятся на начало роста. Закончившие рост листья 16—20 мм дл., с краевым краспедодромным жилкованием. Площадь всех листьев годичного побега составляет около 450—650 мм^2.

Andromeda polifolia — симподиально ветвящийся вечнозеленый кустарничек. Годичные побеги (6—10 мм) с 5—6 чешуями и 4—5 листьями, филлотаксис 2/5. Междоузлия между листьями (0.5—0.6 мм) короче, чем между катафиллами (0.8—1.5 мм). Почки закрытые (0.5—0.8 мм дл.), емкостью 10—12 листовых зачатков.

За 11 сут в 1-й и 2-й декадах июля образовались 4 листовых зачатка (пластохрон 2.5—3 сут). Сформированные листья 11—15 мм дл., с узкой пластинкой, жилкование краспедодромное. Площадь всех листьев годичного побега — около 70 мм^2.

В связи с ранней весной и устойчивой жаркой погодой в июне 1989 г. фенофазы цветения и созревания семян наступили с опережением обычных сроков примерно на 2—3 нед. Июльский органогенез в 1989 г. по сравнению с предыдущим годом, напротив, запаздывал на 2 нед. Заложение листьев продолжалось в течение 12—17 сут и закончилось в начале августа. Сокращение продолжительности всего органогенеза наступило в основном за счет значительного укорочения пассивного периода, активный период изменился меньше — в пределах 2—7 сут. Только у *Saxifraga bronchialis* в 1989 г. пассивный органогенез был продолжительнее, чем в 1988 г. Приуроченность фаз морфогенеза к фазам фенологического развития в связи с погодными условиями 1989 г. была иной, чем в 1988 г.

Заключение

Ритмы и скорость роста в конечном результате обусловливают быстрое или медленное заложение зачаточных побегов. Определение этих временных показателей имеет большое значение при выяснении путей адаптации растений к условиям высокогорий и Севера. В общих чертах известно, что тундровые растения, произрастающие в условиях с коротким вегетационным периодом и низкими температурами, низкорослы; их годичные побеги имеют небольшое число листьев (Sørensen, 1941) и складываются из ничтожно малых приростов.

Все изученные растения в большей или меньшей степени характеризуются низкими показателями ростовых процессов и также имеют небольшое число листьев на побегах, малые приросты, короткие метамеры, короткий период роста. Г. М. Борисовская и О. Б. Хитун (1986) показали, что уменьшение площади листа у растений в тундре происходит за счет уменьшения числа клеточных делений при образовании пластинки листа.

На основании имеющихся в литературе данных складывается представление, что в более благоприятных климатических условиях с длительным вегетационным периодом заложение зачаточных побегов (почек) продолжается от 20—25 сут до нескольких месяцев, закладывается от 10—12 до 30 листьев, пластохрон — 2—3 сут (Грудзинская, 1964; Тяк, 1982, и др.). В высоких широтах с коротким вегетационным периодом закладывается мало (чаще 4—6) листьев, пластохрон такой же или больше (Sørensen, 1941, и др.). Хотя строение и развитие почек растений в разных условиях изучалось многими исследователями, ритмы и скорость заложения зачаточных побегов известны в редких случаях.

Исследование показало, что в гипоарктических и горных тундрах Полярного Урала заложение побегов следующего года у арктоальпийских растений происходит 22—35 сут, закладывается от 2—3 до 12(18) листьев, пластохрон — от 13—24 ч до 5—6 сут; период видимого роста короткий (16—18 сут); на годичных побегах развивается небольшое число (чаще 3—6) преимущественно мелких листьев или бывает до 11, но очень мелких листьев. У многих растений продолжительность внутрипочечного роста побегов почти вдвое превышает продолжительность их видимого роста. Однако если принимать во внимание не весь период органогенеза, а только его активную фазу, то оказывается, что органогенез и видимый рост примерно совпадают по продолжительности.

На Полярном Урале произрастают растения, у которых процессы органогенеза активны бóльшую часть летнего периода (*Saxifraga bronchialis*), активная и пассивная фаза органогенеза равны по продолжительности (*Lagotis glauca*, *Pyrola minor*), активная фаза намного короче пассивной (*Saxifraga nelsoniana*).

Сопоставление особенностей формирования побегов растений в разных секторах Субарктики в связи со степенью океаничности климата позволяет отметить, что длительность внутрипочечного роста у растений Полярного Урала, где климат континентальный, в 1.5—2 раза короче, чем у растений в океанических районах Северо-Востока СССР (Шилова, 1988).

Значительные различия между видами по числу заложенных листьев имеют принципиальное значение. Так, ранее (Шилова, 1976, 1977, 1988) были проанализированы ритмы внутрипочечного роста у большого числа представителей восточного сектора Субарктики и Арктики. Многолетние исследования выявили 2 основные ростовые системы с разной ответной реакцией на условия среды, характеризующие основные направления структурной адаптации арктоальпийских растений к условиям Севера. Обе отличаются коротким периодом заложения зачаточных побегов, но в одних случаях — это рост с быстро закладывающимися и большими порциями листьев (микрофилльная линия), в других — с медленно закладывающимися небольшими их порциями (макрофилльная).

На Полярном Урале более распространенную и многочисленную группу составляют травянистые растения — производные макрофилльной линии (*Lagotis glauca*, *Saxifraga nelsoniana* и др.), имеющие на годичных побегах немного (до 3—5) листьев, для которых характерны один период внутрипочечного роста (11—17 сут), пластохрон — от 2.5—3 до 5—6 сут, сравнительно более продолжительный рост листьев в почках и в период видимого роста. Интересно, что у некоторых из них развитие листьев в почках продолжается в течение нескольких лет. Небольшим числом видов (значительно меньшим, чем на Северо-Востоке СССР) представлены типично микрофилльные растения — производные микрофилльной линии (*Saxifraga bronchialis*, *Harrimanella hypnoides*, *Phyllodoce cerulea*), имеющие на годичных побегах много листьев, для которых характерны 1—2 периода внутрипочечного роста, пластохрон — от 12 до 24 ч, более короткие периоды заложения (4—5 сут) и разрастания листьев.

Специфика развития побегов растений разных групп особенно заметна из следующего сопоставления. За 4—5 сут у *Saxifraga bronchialis* закладываются до 4—5 листьев, т. е. все листья одного цикла, и, следовательно, один период заложения листьев 4—5-суточный. У *Lagotis glauca* за это же время может появиться только один лист (пластохрон 5—6 сут). Таким образом, продолжительность одного периода заложения листьев у одних видов занимает столько же времени, сколько требуется для заложения только одного листа у других.

Стелющиеся стержнекорневые растения с очень мелкими листьями *Saxifraga bronchialis* (типично микрофилльные) и *Eritrichium villosum* (производные макрофилльной линии) сходны по габитусу, но существенно различаются по ритмам и скорости органогенеза, а начиная с 6-го пластохрона — по продолжительности разрастания и строению закончивших рост листьев. Ясно, что различия в размерах и числе листьев на годичных побегах у них связаны с различиями в ритмах морфогенеза на самых ранних фазах роста. При раннем окончании апикального и маргинального роста листьев жилкование брахидодромное, при относительно позднем — жилкование краспедодромное и жилки более развиты.

Таким образом, само сокращение вегетационного периода в континентальных частях Субарктики выступает как жесткий фактор отбора, приводящий к снижению вариабельности параметров внутрипочечного роста, а затем и соответствующих морфологических признаков. Так, в местах с поздним таянием снега и коротким периодом роста у *Pyrola minor* отмечены до 2—3(4) листьев на годичных побегах и незначительное варьирование их размеров по длине побега. Низкая изменчивость этих морфологических признаков у растений в популяции — результат жесткого стабилизирующего отбора.

Сравнение полученного материала с данными ранее проведенных исследований тундровых растений на Северо-Востоке СССР, в частности *Lagotis glauca*, *Saxifraga nelsoniana*, *Eritrichium villosum* (Шилова, 1988), позволяет заключить, что ритмы и скорость заложения листьев у популяций одного и того же вида из разных секторов Субарктики и Арктики очень мало варьируют и видоспецифичны. С сокращением вегетационного периода от умеренных широт к высоким и от океанических районов к континентальным под действием отбора основные временные параметры видимого и особенно внутрипочечного роста становятся менее вариабельными и более автономными от условий среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисовская Г. М., Хитун О. В. О некоторых чертах структурной адаптации бореальных растений к условиям Арктики // Вестн. ЛГУ. Сер. 3, биол. 1986. Вып. 1. С. 15—22. — *Геоботаническое* районирование Нечерноземья европейской части СССР. Л.: Наука, 1989. 64 с. — *Городков Б. Н.* Полярный Урал в верхнем течении реки Соби // Тр. Бот. музея АН СССР. 1926. Вып. 19. С. 1—74. — *Городков Б. Н.* Ботанико-географический очерк Крайнего Севера и Арктики// Учен. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена. Каф. физ. географии. 1946. Вып. 49. С. 73—125. — *Грудзинская И. А.* Некоторые итоги изучения онтогенеза побегов дуба (*Quercus robur* L.) // Бот. журн. 1964. Т. 49, № 3. С. 321—337. — *Игошина К. Н.* Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала // Растительность Крайнего Севера и ее освоение. 1966. Вып. 6. С. 135—223. — *Скиткина А. А.* Морфолого-биологические особенности и экология камнеломок Кольского полуострова. Л.: Наука, 1978. 122 с. — *Серебряков И. Г.* Структура и ритм в жизни цветковых растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1948. Т. 53, вып. 2. С. 49—66. — *Серебряков И. Г.* Структура и ритм в жизни цветковых растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1949. Т. 54, вып. 1. С. 47—62. — *Серебряков И. Г.* Ритм сезонного развития растений Приполярного Урала // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1962. Т. 67, вып. 3. С. 65—81. — *Тяк Г. В.* Развитие побегов *Oxycoccus palustris* (*Ericaceae*) // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 12. С. 1646—1651. — *Шилова Н. В.* Ритм и темп формирования элементов вегетативной почки у некоторых *Andromedoideae* (Drude) E. Busch // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1962. Вып. 4. С. 23—30. — *Шилова Н. В.* Приспособление вечнозеленых кустарничков к условиям Севера. Л.: Наука, 1967. 63 с. — *Шилова Н. В.* Заложение зачатков листьев на верхушке вегетативных побегов у некоторых видов камнеломок (*Saxifraga* L.) острова Врангеля // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 5. С. 644—651. — *Шилова Н. В.* О внутрипочечном развитии побегов травянистых многолетних растений острова Врангеля // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 3. С. 351—362. — *Шилова Н. В.* Анатомическое строение верхушки побега розеточных видов *Claytonia* L. (*Portulacaceae*) Северо-Востока СССР // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 4. С. 560—572. — *Шилова Н. В.* Ритмы роста и пути структурной адаптации тундровых растений. Л.: Наука, 1988. 212 с. — *Эсау К.* Анатомия растений. М.: Мир, 1969. С. 310—314. — *Roth I.* Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes, mit besonderer Berücksichtigung von Stipular — und Ligularbildungen // Planta. 1949. Bd 37, Hf 3. S. 299—336. — *Sørensen Th.* Temperature relations and phenology of the northeast Greenland flowering plants // Medd. Grønland. 1941. Vol. 125. P. 1—305. — *Warming E. Ericinae. Saxifragaceae.* Morphology and biology. The structure and biology of arctic flowering plants // Medd. Grønland. 1912. Vol. 36. P. 1—71, 171—236.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 16 XI 1990

SUMMARY

In six species, belonging to the *Saxifragaceae*, *Ericaceae*, *Pyrolaceae*, *Boraginaceae*, *Scrophulariaceae*, the rate and duration of the leaf initiation and growth, the early stages of leaf expansion have been studied. In hypoarctic and mountain tundras leaf primordia initiated during 25—35 days, the plastochron duration varied from 12—24 hours up to 2—3(5) days, the duration of visible growth was 16—18 days. During the growing season from 2—3(5) to 12(18) leaf primordia have been initiated on the shoot apex. Different patterns of leaf initiation and leaf growth were found in plants with broad or small leaf base. Plants, which are characterized by the shortest plastochron, have the shorter periods of leaf initiation and growth; venation is brachidodromous. The characters of organogenesis and rhythms of growth are species specific.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.893:581.9(571 + 17)

© 1991 г.

М. Г. Пименов

FERULOPSIS – НОВЫЙ РОД *UMBELLIFERAE* ДЛЯ ФЛОР СИБИРИ И МОНГОЛИИ

M. G. PIMENOV. *FERULOPSIS*, A NEW GENUS OF THE *UMBELLIFERAE* FOR THE FLORAS OF SIBERIA AND MONGOLIA

Показано, что своеобразный вид *Peucedanum hystrix* Bunge, распространенный в южной Сибири и на территории МНР, гораздо ближе к роду *Ferulopsis*, описанному из Внутренней Монголии (КНР), чем к типовому виду и всей типовой секции рода *Peucedanum*. Предложена новая номенклатурная комбинация.

Сопоставление растений, независимо описанных из единых природных областей, но с разных сторон государственных границ, проходящих через эти области, и координация их названий до сих пор непросты, но приводят нередко к приносящим удовлетворение результатам: сокращается число реальных таксонов за счет сведения в синонимику необоснованно описанных, ареалы растений приобретают естественные очертания и могут лучше служить ботанико-географическим и флорогенетическим целям. Много тому примеров в современных исследованиях зонтичных Азии, например распространенных в области советско-афганской и советско-иранской границы. Предстоит также большая работа по сопоставлению родов и видов *Umbelliferae*, описанных из Китая, с соответствующими таксонами сопредельных территорий.

Данное исследование возникло как часть критической ревизии сем. *Umbelliferae* для новой «Флоры Сибири». В этой ревизии не так уж много проблем, особенно на родовом уровне. Наибольшие сложности сопряжены с трактовкой рода *Peucedanum* s. l. и частично связанной с ней трактовкой видов *Phlojodicarpus* Turcz.

Во «Флоре СССР» Б. К. Шишкин (1951) отразил трактовку рода *Peucedanum* в самом широком его понимании. В частности, для Сибири Шишкин приводит, кроме *P. morisonii* Bess., относящегося к типовой секции, еще 5 видов из 2 секций, причем наиболее многовидовой в этом регионе (как и на советском Дальнем Востоке) оказалась секция *Selinoides* DC. Эта секция неоднородна. Из нее был выделен преимущественно дальневосточно-сибирский род *Kitagawia* M. Pimen. (Пименов, 1986), а *Peucedanum salinum* Pall. был перенесен в подрод *Ostericum* рода *Angelica* L. (Пименов, 1985), но все-таки осталось 4 вида (*P. falcaria* Turcz., пара близких видов *P. vaginatum* Ledeb. и *P. puberulum* Turcz. и, наконец, *P. hystrix* Bunge), таксономическое положение которых остается спорным. По нашему мнению, они все не принадлежат к роду *Peucedanum*, который мы принимаем в узком смысле в объеме секции (*Eu*)*Peucedanum*, насчитывающей в Европе и Азии 8—10 близких между собой видов. К восточно-азиатскому роду *Kitagawia* их также нельзя отнести.

Одним из наиболее своеобразных таксонов является вид *Peucedanum hystrix*, описанный еще в 1835 г. в дополнении к «Алтайской флоре» Ледебура (Bunge, 1835). Родовое отнесение вида никогда не подвергалось сомнению или ревизии.

Распространение в СССР этого вида, описанного из Чуйской степи на Алтае и долго считавшегося узким эндемиком сначала только южного Алтая, затем Алтая, Тувы и Восточного Саяна, существенно уточнила В. М. Виноградова (1981), показавшая идентичность *P. hystrix* с одним из видов рода *Phlojodicarpus* из южного Забайкалья и Прибайкалья; она же, вслед за В. И. Грубовым (1955), показала, что *P. hystrix* широко распространен в Монголии.

P. hystrix существенно отличается от типа рода *Peucedanum* — *P. officinale* L. и близких к последнему видов типовой секции (в Сибири это *P. morisonii*) по многим признакам — жизненной форме, строению стеблей, листьев, черешков, соцветия, окраске лепестков, строению плодов.

Оба таксона представлены поликарпиками, но у *P. hystrix* сильно разветвленный каудекс (стеблекорень), покрытый щетиновидными жесткими остатками черешков, многочисленные безлистные короткие (до 10—25 см выс., а иногда даже меньше) стебли (стрелки), заканчивающиеся одиночными зонтиками, белые лепестки, тогда как у *P. officinale* s. l. стеблекорень маловетвистый, переходящий в колонновидный вертикальный корень, стебли одиночные или по 2—3, высокие, олиственные, несущие несколько зонтиков, образующих раскидистую синфлоресценцию, лепестки желтые. Пластинки листьев у этих двух таксонов разные. Черешки у *P. hystrix* в сечении V-образные, желобчатые, с выемкой с адаксиальной стороны, проводящие пучки черешков только периферические, тогда как у *P. officinale* и близких видов черешки в сечении округлые, с центральными пучками, с кольцевым расположением нередко чередующихся крупных и мелких периферических пучков (Тюрина, 1973). Сравниваемые виды отличаются также и формой семядолей — узколинейных длинных у *P. officinale* и более коротких овальных у *P. hystrix* (Тюрина, 1977).

Значительные различия наблюдаются и в анатомическом строении плодов, хотя общая модель анемохорного плода, имеющего крыловидные краевые ребра и сжатого со спинки, свойственна обоим таксонам (что и послужило единственным основанием для отнесения их к одному роду *Peucedanum*).

Плоды *P. officinale* (рис. 1, *А*) (см. также Klan, 1947, и др.) и близких к нему видов (Тюрина, 1973; Тюрина и др., 1976) типовой секции — типичные вислоплодники, состоящие из двух мерикарпиев, расположенных на двураздельном карпофоре. Спинные ребра почти незаметны, краевые узко крыловидные, часто несколько загнутые на брюшную сторону мерикарпиев, обычно в 5—7 раз уже эндосперма. Экзокарп прерывается у конца краевых ребер. Мезокарп тонкий, главным образом паренхиматический, в районе краевых ребер клетки имеют слегка одревесневающие оболочки со щелевидными порами, внутренний слой мезокарпа, примыкающий к эндокарпу, из прозенхимных клеток, вытянутых в тангентальном направлении. Эти клетки встречаются преимущественно на брюшной стороне мерикарпия (а на спинной стороне развиты не у всех видов секции *Peucedanum*) и составляют слой толщиной в 1—3 клетки. В области мерикарпия, примыкающей к колонке, паренхима мезокарпа сильно склерифицирована. Секреторные канальцы в ложбинках одиночные, сильно сжатые в дорсовентральном направлении, на комиссуральной стороне их 2, обычно более широких. В ребрах имеются мелкие экстрафасцикулярные канальцы. Эндокарп однослойный, эндосперм с брюшной стороны плоский.

Плоды *P. hystrix* (рис. 1, *Б*; 2, *А*, *Б*) также состоят из двух мерикарпиев, висящих на карпофоре. Мерикарпии сжатые со спинки, но их спинные ребра значительно более сильно развитые, чем у предыдущего вида, вальковатые. Краевые ребра крыловидные, довольно широкие. Экзокарп прерывается у конца краевых ребер, немного заходя на брюшную сторону. Мезокарп состоит преимущественно из паренхимных клеток с щелевидно-пористыми одревесневшими

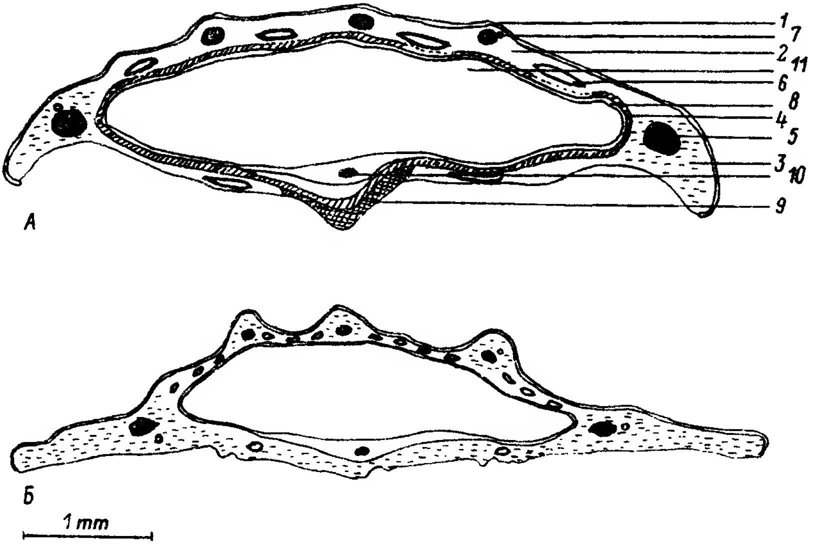


Рис. 1. Схемы поперечных срезов мерикарпиев: *А — Peucedanum officinale* (по материалу: Бот. сад Варшавского ун-та, № 1173), *Б — P. hystrix (Ferulopsis hystrix)* (по материалу: Юго-восточный Алтай, Чуйская степь, р. Тобошок, 19 VIII 1962, В. Б. Куваев).

1 — экзокарп, *2* — тонкостенная паренхима мезокарпа, *3* — паренхима мезокарпа с щелевидно-пористыми оболочками клеток, *4* — слой прозенхимных клеток с одревесневшими оболочками, *5* — реберные проводящие пучки, *6* — ложбиночные и комиссуральные секреторные канальцы, *7* — экстрафасцикулярные реберные канальцы, *8* — эндокарп и примыкающая к нему семенная оболочка, *9* — склеренхима комиссуры, *10* — проводящий пучок фуникулуса, *11* — эндосперм.

оболочками, которые занимают всю комиссуральную сторону и краевые ребра, встречаются и в спинных ребрах (их слой прерывается только в ложбинках около секреторных канальцев). Склеренхимы на комиссуральной стороне около колонки нет. Секреторные канальцы в ложбинках со спинной стороны по 3—4 (реже по 2), на комиссуральной стороне с каждой стороны мерикарпия по 1—3 канальца. В некоторых ребрах наблюдаются единичные экстрафасцикулярные канальцы. В остальных признаках плоды этого вида сходны с выше описанными.

Таким образом, налицо ряд значительных отличий между двумя таксонами по строению перикарпа (форме ребер, гистологическим особенностям перикарпа, характеру секреторной системы) и по морфологии других органов. Различаются *P. hystrix* и виды секции *Peucedanum* по химическому составу. Из первого выделен ряд дигидрофурокумаринов, но типичный для видов секции *Peucedanum* пеуцеданин не обнаружен.

В рамках преобладающей в современной систематике зонтичных тенденции к выделению, когда это возможно, сравнительно небольших, естественных, предположительно монофилетических родов эти отличия вполне достаточны для выделения *P. hystrix* в особый, самостоятельный и притом не очень близкий к *Peucedanum* s. str. род.

Учитывая, что *P. hystrix* в Сибири представляет собой типичный центрально-азиатский элемент и стремясь по возможности избежать описания без крайней необходимости еще одного нового рода, мы провели по доступной литературе поиск близких таксонов, описанных из Китая и Монголии. Этот поиск вывел нас на малоизвестный род *Ferulopsis* Kitagawa.

Монотипный род *Ferulopsis* с единственным видом *F. mongolica* Kitagawa описан из Внутренней Монголии (Китай) этим известным исследователем азиатских зонтичных весьма обстоятельно и подробно (Kitagawa, 1971). Протолог содержит детальное описание, четкую фотографию типового образца и схематический рисунок плода и его поперечного среза. Изучение протолога убедило

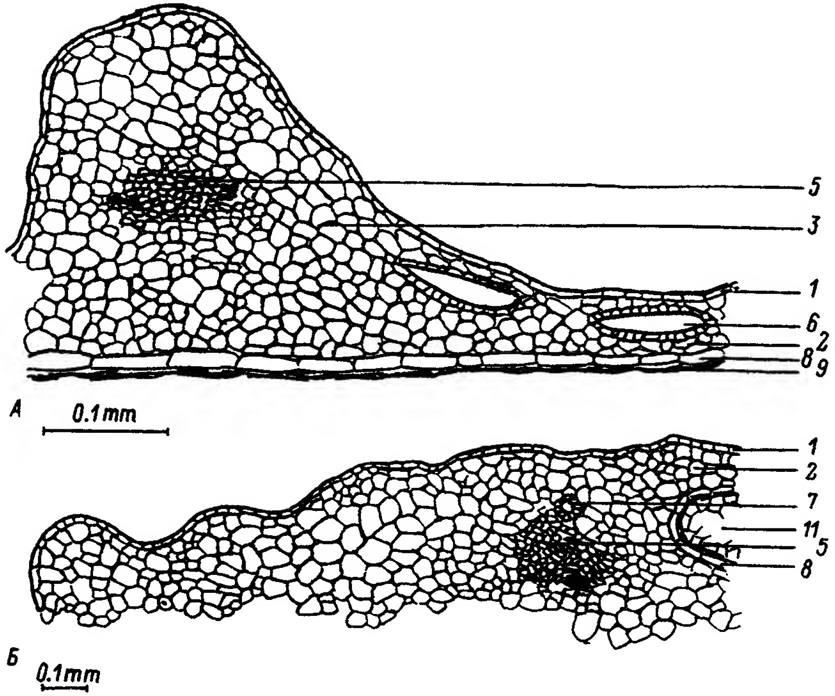


Рис. 2. Поперечный срез мерикарпия *Ferulopsis hystrix*.

А — спинное ребро и ложбинка, *Б* — краевое ребро. *1—7, 11* — обозначения те же, что на рис. 1; *8* — эндокарп; *9* — семенная оболочка.

нас в существенной близости *P. hystrix* к этому роду, в необходимости включить интересующий нас вид в род *Ferulopsis*. Более того, возник вопрос, не являются ли *P. hystrix* и *F. mongolica* конспецифичными.

К сожалению, нам пока не удалось изучить гербарный материал *F. mongolica*, не представленный в гербариях СССР. Сравнение же детального описания вида с имеющимися в нашем распоряжении материалами по *P. hystrix*, включая собственные сборы, позволили пока выявить только некоторые второстепенные различия двух таксонов. Так, по описанию M. Kitagawa, у *F. mongolica* листья голые, их пластинки 1—3-парные, обертка из 3—5 листочков, лучей зонтика 10, зубцы чашечки хорошо заметные, сохраняющиеся при плодах; у *P. hystrix* листья коротко-шероховатые, редко почти голые, их пластинки 4—5-парные, обертка из 5—7 листочков, лучей зонтика 10—20, зубцы чашечки мелкие, почти незаметные. В целом у *F. mongolica* все части растения меньше, чем у сборов *P. hystrix* с территории СССР. Следует однако отметить, что в Монголии (МНР) собраны многочисленные очень мелкие экземпляры несомненного *P. hystrix*, растущего во многих районах этой страны в условиях очень интенсивной пастбищной нагрузки. Таким образом, если рассматриваемые таксоны и представляют собой разные виды, то эти виды очень близки. Наиболее весомым отличием следует признать наличие у *F. mongolica* хорошо развитых, сохраняющихся при плодах зубцов чашечки.

В протологе *Ferulopsis* сравнивается с *Ferula* («hoc genus affinis *Ferula*...»); это представление о близости положено и в основу названия рода. Впрочем, автор указывает много отличий между двумя родами по строению стеблей, листьев, оберток и оберточек, цветков и плодов. К приведенным Kitagawa отличиям можно добавить, что по строению плодов *Ferulopsis* вообще не близок к *Ferula*, если не считать, конечно, сжатости мерикарпиев со спинки, свойственной широкому кругу анемохорных *Umbelliferae*, и это сближение, скорее всего, имеет своим источником лишь невозможность найти близкие к *Ferulopsis* таксоны среди зонтичных восточно-азиатской флоры. Нельзя признать удачным и отнесение *Ferulopsis* в синонимику рода *Phlojodicarpus*, сделанное в «Flora Chinae Intramongolica» (1978 : 194), поскольку строение плодов у видов последнего рода совершенно иное, чем у *Ferulopsis*.

Итак, мы относим *P. hystrix* к новому для флоры СССР роду *Ferulopsis*, не указанному до сих пор и для флоры Монголии (МНР). Являются ли виды *P. hystrix* и *F. mongolica* совершенно идентичными или близкими викарными таксонами (что наиболее вероятно), покажут дальнейшие сравнительные исследования. Следует также проверить, не принадлежат ли к родству *Ferulopsis* какие-либо из многочисленных «*Peucedanum*», описанных, особенно в последнее время, из Китая. Приводим номенклатурные данные о роде *Ferulopsis* и его видах.

Ferulopsis Kitagawa, 1971, J. Jap. Bot., 46, 9 : 283.
Typus: *F. mongolica* Kitagawa.

F. mongolica Kitagawa, 1971, l. c. : 284.

Typus: Mongolia Inter.: in herbedis 1500 m alt. circa Pao-yuon (Ku-yuon). 8—9 IX 1942, N 1840, M. Togashi (TNS).

F. hystrix **(Bunge ex Ledeb.) M. Pimen. comb. nov.** — *Peucedanum hystrix* Bunge ex Ledeb., 1835, Fl. Alt. Suppl. : 16. — *Phlojodicarpus turczaninovii* Sipl. 1970, Novit. Syst. Pl. Vasc. (Leningrad), 7 : 261.

Typus: описан из юго-восточного Алтая (Чуйская степь, окр. Кош-Агача, р. Тобошок) (LE).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградова В. М. Заметка о видах *Peucedanum hystrix* Bunge и *Phlojodicarpus sibiricus* (Fisch. ex Spreng.) K.-Pol. // Нов. сист. высш. раст. 1981. Т. 18. С. 219—222. — *Грубов В. И.* Конспект флоры Монгольской Народной Республики // Тр. Монг. комис. АН СССР. 1955. Т. 67. С. 1—307. — *Пименов М. Г.* Строение плодов и таксономическое положение *Peucedanum salinum* (*Umbelliferae*) // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 11. С. 1492—1494. — *Пименов М. Г. Kitagawia* — новый азиатский род *Umbelliferae* // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 7. С. 942—949. — *Тюрина Е. В.* Анатомическое строение черешка у некоторых видов *Peucedanum* // Бюл. ГБС. 1973. Вып. 89. С. 55—60. — *Тюрина Е. В.* Анатомо-морфологическое строение проростков видов рода *Peucedanum* L. в связи с их эволюцией // Растит. ресурсы Южн. Сибири и пути их освоения. Новосибирск: Наука, 1977. С. 14—23. — *Тюрина Е. В.*, *Гуськова И. Н.*, *Валуцкая А. Г.* Зонтичные южной Сибири как материал для интродукции. Новосибирск: Наука, 1976. 252 с. — *Шишкин Б. К.* Горичник — *Peucedanum* L. // Флора СССР. М.: Изд-во АН СССР. 1951. Т. 17. С. 168—203. — *Bunge A.* Verzeichniss der im Jahre 1832 im oestlichen Theile des Altai-Gebirges gesammelten Pflanzen. Ein Supplement zur Flora Altaica // Mém. Acad. Sci. St.-Petersb., div. sav. 1835. T. 2. P. 523—610. — *Flora* Chinae Intramongolica. T. 3. 1978. — *Kitagawa M.* Notulae fractae ob floram Asiae orientalis (27) // J. Jap. Bot. 1971. Vol. 46, N 9. P. 283—288. — *Klan Z.* Srovnávací anatomie plodu rostlin okoličnatých oblasti Republiky Československé. Praze: Nákladem České Acad. Věd a Umění, 1947. 210 p.

Ботанический сад
Московского государственного
университета им. М. В. Ломоносова

Получено 17 I 1991

УДК 582.893 : 581.9(571 + 17)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 10

В. М. Виноградова

ЧТО ТАКОЕ *FERULOPSIS MONGOLICA* (*APIACEAE*)?

V. M. VINOGRADOVA. *FERULOPSIS MONGOLICA* (*APIACEAE*), WHAT IS IT LIKE?

Доказывается, что род и вид *Ferulopsis mongolica* представляет собой уродливую форму вида *Peucedanum hystrix*, для которого приводятся новые синонимы и ареал.

Род зонтичных *Ferulopsis* Kitag. с единственным видом *F. mongolica* Kitag. был описан сравнительно недавно (Kitagawa, 1971) с территории Внутренней Монголии. В вышеназванной работе дана фотография типа вида, рисунок его плода и поперечного среза полуплодика. Изучив описание нового вида, мы установили, что этот вид ничем не отличается от известного и широко распространенного в Монголии зонтичного *Peucedanum hystrix* Bunge. Типовой же экземпляр *Ferulopsis mongolica* с ферулоподобными соцветиями представляет собой аномальное растение вида *Peucedanum hystrix*, у которого из 18 стеблей, присутствующих на растении, только 5 имеют пролиферирующие соцветия. Среди многочисленных образцов *P. hystrix* из Монголии, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), мы также обнаружили два экземпляра с аналогичными соцветиями из Центральной и Западной Монголии, этикетки которых приводим ниже: Центральный аймак, Унджул сомон, Средняя Халха, гора Баясгалант, на север от Унджула, разнотравная горная степь, 28 VI 1974, № 121, Н. Голубкова, У. Цогт и др. (см. таблицу-вклейку, *а*); Кобдосский аймак в 20 км к юго-западу от сомона Уин-Гоби, склон южной экспозиции, разнотравно-житняково-тырсовое сообщество, 5 VIII 1979, № 508, З. Карамышева, И. Сумерина (см. таблицу-вклейку, *б*). В отмеченных гербарных образцах только немногие из многочисленных соцветий на растениях были пролиферирующими, что подтверждает сказанное выше о типовом образце *Ferulopsis mongolica*.

Явление пролиферации соцветий свойственно представителям семейства зонтичных, хотя встречается оно не часто. Мы имели возможность наблюдать его у другого вида рода *Peucedanum* L. во время экспедиции по Монголии в 1988 г.: в одной и той же ассоциации мы собрали экземпляры *P. vaginatum* Ledeb. (стебли у этого вида, как правило, одиночные) как с нормальными, так и с пролиферирующими зонтиками, причем последние были в очень незначительном числе.

Главным таксономическим критерием в семействе зонтичных является плод, на основании морфолого-анатомического строения которого можно установить принадлежность вида к определенному роду. Более чем странным представляется нам то обстоятельство, что известный систематик M. Kitagawa отнес собранный им вид к новому роду, взяв за основу форму соцветия, а не строение плода. Лишь между прочим Kitagawa замечает, что по типу плода новый вид следует отнести к роду *Angelica* L., а по строению листьев — к роду *Peucedanum* L. Морфолого-анатомическое строение плода *Ferulopsis mongolica* полностью совпадает с таковым у *Peucedanum hystrix* и соответствует строению плода видов рода *Peucedanum* L. s. l. Нового типа плода здесь нет, а выделение нового рода зонтичных только на основе пролиферирующего соцветия, лишь напоминающего соцветие видов рода ферула, но не гомологичного ему, представляется нам необоснованным. Род *Peucedanum* не имеет особого типа строения листа, отличного от многих родов зонтичных. И хотя листья немногочисленных видов *Peucedanum*, произрастающих в Монголии, хорошо различаются по морфологическому облику (Грубов, 1982), вид *P. hystrix* отличается от остальных видов этого рода еще и своим необычным габитусом: из розетки листьев, густо усаженной черешками отмерших листьев прошлого года, торчат многочисленные (3—10(15)) безлистные цветоносы с одиночными сложными зонтиками. Наиболее близким видом к *P. hystrix* можно считать описанный из Южного Тибета *P. nanum* Shan et Sheh (Shan et al., 1980) с несколькими неветвящимися стеблями и многочисленными секреторными канальцами в ложбинках плода.

Вид *P. hystrix* часто путали с видом *Phlojodicarpus sibiricus* (Steph. ex Spreng.) K.-Pol. (Шишкин, 1951; Шишкин, Виноградова, 1975, Ma Ju-chuan, 1979), либо определяли его как *Ph. nudiusculus* Turcz. ex Stschukin (Горовой, 1974). Несмотря на то, что вид *Ph. nudiusculus* был узаконен в 1970 г. под названием *Ph. turczaninovii* Sipl. (Сипливинский, 1970), на наш взгляд, он не может быть отнесен к роду *Phlojodicarpus* Turcz. ex Ledeb. При сравнении поперечных срезов плодов типа вида *Ph. nudiusculus* и вида *Peucedanum hystrix* нами установлено тождество между ними. К аналогичному выводу пришла в свое время Г. А. Пешкова (1972), наблюдавшая *Phlojodicarpus nudiusculus* в степях Байкальской Сибири. Она оставила этот вид в составе рода *Phlojodicarpus*, хотя считала, что «по форме плода (краевые ребра немного уплощенные, крылатые) он приближается к роду *Peucedanum* L.» (с. 83). Описанная Пешковой разновидность *Phlojodicarpus baicalensis* M. Pop. var. *arenarius* Peschk. с о-ва Ольхон на оз. Байкал как «растение с короткими цветоносами, густо усаженное черешками отмерших листьев» (с. 83), по нашему убеждению, представляет собой тот же вид *Peucedanum hystrix*, который нередко произрастает в Забайкалье.

Внешнее конвергентное сходство между видами *P. hystrix* и *Phlojodicarpus sibiricus* (Steph. ex Spreng.) K.-Pol. можно объяснить общими условиями обитания: оба вида встречаются в степном поясе на каменисто-щебнистых склонах сопок и гор. В Западной и Восточной Сибири, северной Монголии, где распространены оба вида, их трудно различить в цветущем состоянии, что и приводило к путанице при идентификации видов. В Монгольском и Гобийском Алтае, где *Ph. sibiricus* уже не растет, остепненные склоны гор заняты исключительно *Peucedanum hystrix*.

Изучение плодов видов *P. hystrix* и *Phlojodicarpus sibiricus* показало, что эти виды из разных родов не имеют родства (Виноградова, 1981). На это указывает также разный состав кумаринов, обнаруженный в их корнях. Из корней *Ph. sibiricus* и *Ph. villosus* Turcz. выделен кумарин дигидросамидин (Пименов и др., 1968), в то время как в корнях *Peucedanum hystrix* впервые обнаружены кумарины либанорин, ороселон и ороселол, не свойственные видам рода *Phlojodicarpus* Turcz. ex Ledeb. (Шагова и др., 1981).

На всем протяжении своего ареала растения вида *Peucedanum hystrix* значительно различаются по высоте: встречаются экземпляры от 3 до 70 см выс. (рис. 1). Сравнивая самые высокие и самые низкие растения, можно прийти к выводу, что имеешь дело с разными видами, однако отличаются они только размерами. В Монголии высоко в горах (ок. 3000 м над ур. м.) это, как правило, небольшие растения от 15 до 30 см выс. с опушенными или голыми лучами зонтика; в то же время близ аймачных центров на вытоптанных скотом склонах растения этого вида крохотные, едва достигающие 3—4 см выс., но прошедшие период вегетации и имеющие зрелые плоды.

Подводя итог сказанному о виде *P. hystrix*, приводим его подробную синонимику, общее распространение и ареал (рис. 2). Эти сведения до сих пор не были даны правильно ни в одной флористической сводке.

Peucedanum hystrix Bunge, 1835, Mem. Sav. Etr. Petersb. 2 : 538; Крыл. 1935, Фл. Зап. Сиб. 8 : 2052; Шишк. 1951, Фл. СССР, 17 : 186; Груб. 1955, Консп. фл. МНР : 215; Виногр. 1981, Нов. сист. высш. раст. 18 : 219; Груб. 1982, Опред. раст. Монг. : 193, p. p. — *Phlojodicarpus nudiusculus* Turcz. ex Stschukin, 1831, Указатель открытий, 8(3) : 394, nom. nud.; Besser, 1834, Flora (Regensb.) 17, 1, Beibl. 1 : 14; Горов. 1974, Опред. раст. Якут. : 384; Пешк. 1972, Степн. фл. Байкальск. Сиб. : 83. — *Peucedanum nudiusculum* K.-Pol. 1920, Фл. Аз. России,

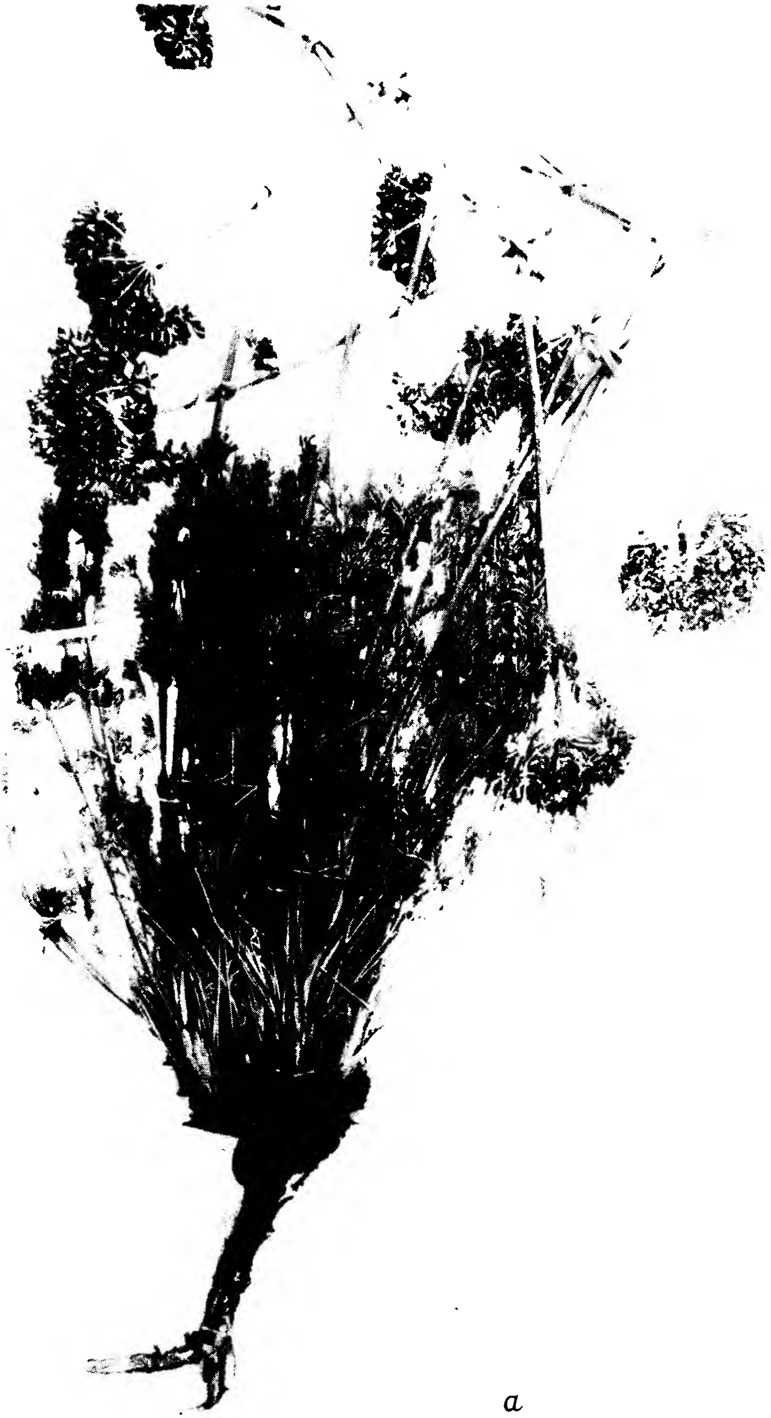


Рис. 1. Изменение роста растений *Peucedanum hystrix* в зависимости от условий произрастания и высоты над уровнем моря.

а — кустарниковая степь на выс. 800 м над ур. м.; *б*, *в* — разнотравная горная степь на выс. 1200 м над ур. м.; *г*—*е* — степные склоны на гранитном делювии, вытоптанные скотом, на выс. 1500 м над ур. м.

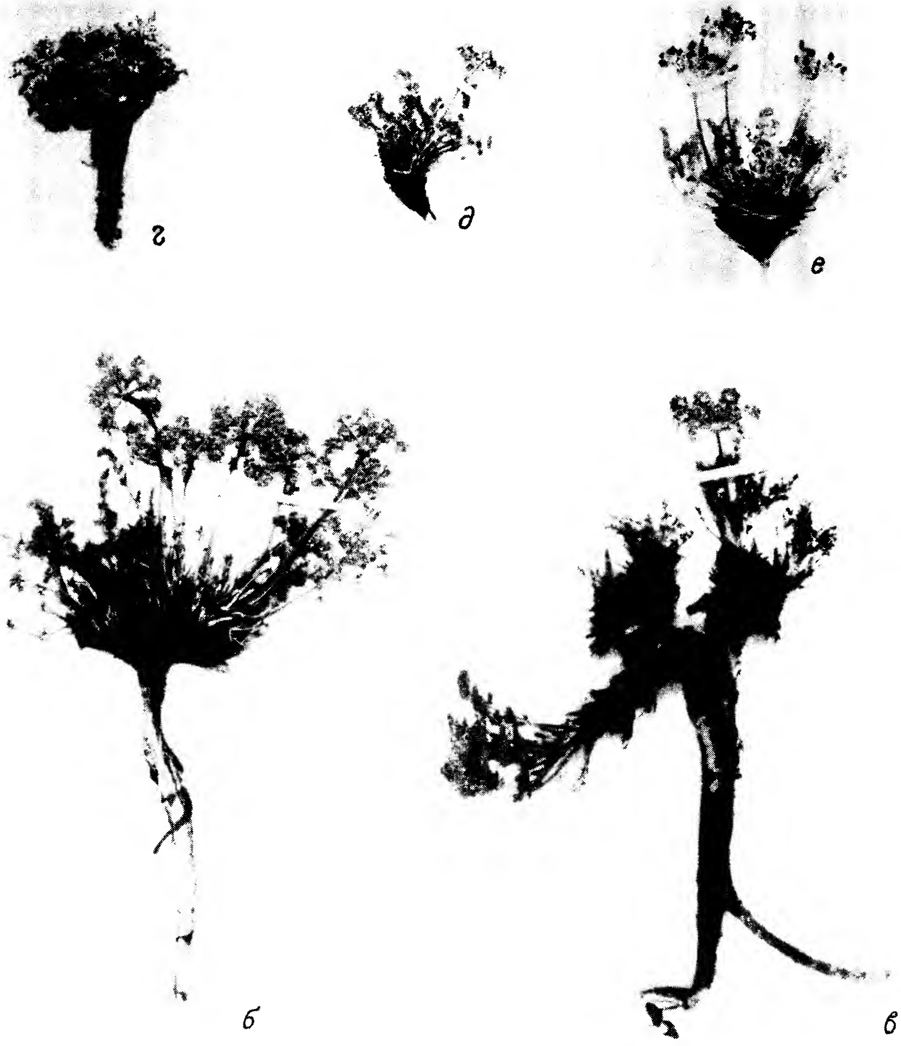


Рис. 1 (*продолжение*).

15 : 24. — *Phlojodicarpus nudiusculus* Turcz. var. *major* M. Pop. 1965, в Поп. и Бусик, Консп. фл. побер. оз. Байкал : 213, nom. illeg. — *Ph. turczaninovii* Sipl. 1970, Нов. сист. высш. раст. 7 : 261; Бязров и др. 1989, Фл. Хангая : 136. *Ferulopsis mongolica* Kitag. 1971, Journ. Jap. Bot. 46, 9 : 28. — *Phlojodicarpus baicalensis* M. Pop. var. *arenarius* Peschk. 1972, l. c. : 83. — *Ph. sibiricus* auct. non (Fisch. ex Spreng.) K.-Pol. в Шишк. и Виногр. 1975, Фл. Забайк. 7 : 754, p. p.; Ma Ju-chuan, 1979, Fl. Intramong. 4 : 194. — Icon.: Kitag. 1971, l. c., pl. XIII; Шишк. и Виногр. 1975, цит. соч. : рис. 356; Виногр. 1981, цит. соч. : рис. 1—3; Груб. 1982, цит. соч. : табл. CIV, рис. 470.

Общ. распр.: Зап. Сиб. (Алтай), Вост. Сиб. (Анг.-Саян., Даур., Якут. — юг), Монголия.

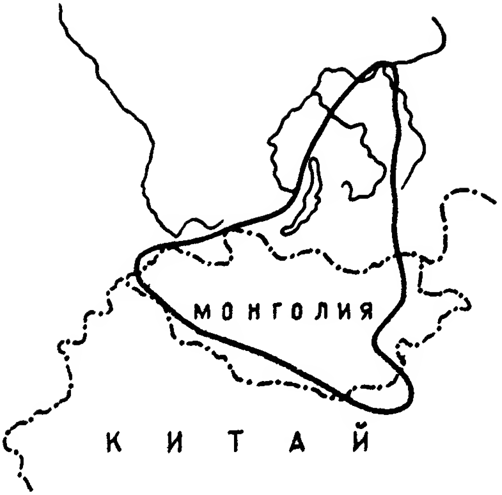


Рис. 2. Ареал вида *Peucedanum hystrix.*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградова В. М. Заметка о видах *Peucedanum hystrix* Bunge и *Phlojodicarpus sibiricus* (Steph. ex Spreng.) K.-Pol. // Нов. сист. высш. раст. 1981. Т. 18. С. 219—222. — *Горовой П. Г.* Род *Phlojodicarpus* Turcz. // Определитель высших растений Якутии. Л.: Наука, 1974. С. 384. — *Грубов В. И.* Род *Peucedanum* L. // Определитель высших растений Монголии. Л.: Наука, 1982. С. 193. — *Пешкова Г. А.* Степная флора Байкальской Сибири. М.: Наука, 1972. 207 с. — *Пименов М. Г., Бабилев Ф. В., Никонов Г. К. Phlojodicarpus* Turcz. и *Libanotis* L. как источники получения кумаринов со спазмолитической активностью // Растительные ресурсы. 1968. Т. 4, вып. 4. С. 486—491. — *Сипливинский В. Н.* Систематика и генезис рода *Phlojodicarpus* Turcz. ex Ledeb. // Нов. сист. высш. раст. 1970. Т. 7. С. 257—266. — *Шагова Л. И., Кузнецова Г. А., Маркова Л. П., Виноградова В. М.* Фурокумарины корней *Peucedanum hystrix* // Химия природных соединений. 1981. № 4. С. 518. — *Шишкин Б. К.* Род *Phlojodicarpus* Turcz. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. Т. 17. С. 50. — *Шишкин Б. К., Виноградова В. М. Phlojodicarpus sibiricus* (Steph.) K.-Pol. // Флора Забайкалья. Л.: Наука, 1975. Т. 7. С. 754. — *Kitagawa M.* Notulae ob floram Asiae orientalis // Journ. Jap. Bot. Tokjo. 1971. Vol. 46, N 9, P. 27—35. — *Ma Ju-chuan.* Genus *Phlojodicarpus* Turcz. // Flora Intramongolica. Huhhot. 1979. T. 4. P. 194. — *Shan Rhen-hwa, Sheh Meng-lan, Juan Chang-chi, Wang Tien-seng.* New taxa of the Umbelliferae from Xizang (Tibet) // Acta Phytotaxonomica Sinica. Pekin, 1980. N 8. P. 377.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 27 III 1991

УДК 581.3

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 10

Е. А. Кравец, В. П. Банникова

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РОСТА ЗАРОДЫША *TRITICUM AESTIVUM* (*POACEAE*)

E. A. KRAVETZ, V. P. BANNIKOVA. MORPHOLOGICAL ASPECTS OF THE WHEAT EMBRYO GROWTH *TRITICUM AESTIVUM* (*POACEAE*)

Изучена морфология последовательных фаз развития зародыша озимой пшеницы (сорта Мечта 1 и Мироновская 808) в условиях оптимального температурного режима. Приводятся временны́е и количественные характеристики роста зародыша, которые у обоих сортов в основном совпадают. Начало дифференциации и активного роста зародыша отмечено на 6-е сут, когда длина его составляет около 200 мкм, а число клеток — примерно 200. Завершение дифференциации наблюдается на 14-е сут у зародышей длиной ок. 2200 мкм. Своей предельной длины зародыш сорта Мечта 1 достигает на 16-е сут, сорта Мироновская 808 — на 22-е. На основе морфологического анализа выделены 5 периодов формирования зародыша.

Темпы и продолжительность эмбриогенеза зависят от генетической природы вида, сорта, а также условий их произрастания. У ячменя, ржи и кукурузы, произрастающих в одних и тех же экологических условиях, валик колеоптиле закладывается соответственно через 5—6, 9, 8—9 сут, а сформированный зародыш наблюдается соответственно через 15, 24, 20 сут после опыления (Модилевский и др., 1958). Эмбриогенез у яровой мягкой пшеницы осуществляется медленнее, чем у озимой: дифференциация зародыша у первой начинается через 10, у второй — через 8 сут, а завершается соответственно через 22 и 16 сут. По длительности прохождения отдельных этапов эмбриогенеза твердая пшеница приближается к яровой (Модилевский и др., 1958).

М. С. Яковлев (1950), изучая развитие зародыша пшеницы ярового сорта Лютесценс 62, наблюдал начало дифференциации щитка у 6-суточных зародышей, заложение валика колеоптиле и почечки — на 6—8-е сут, завершение формирования зародышей — на 20-е сут. Развитие этого же сорта в других экологических условиях приводило к смещению сроков дифференциации зародыша на более позднее время (Модилевский и др., 1958). Сходные результаты по темпам эмбриогенеза были получены у пшеницы, ячменя (Батыгина, 1974; Банникова, 1975), кукурузы (Randolph, 1936; Чеботарь, 1972; Lammeren, Kieft, 1983), ржи (Мошкович, Чеботарь, 1976). Между тем работы, в которых морфологический анализ эмбриогенеза сочетался с количественным, единичны. Детальное изучение эмбриогенеза необходимо как для выявления закономерностей роста зародыша и генезиса его структур, так и для определения значимости каждой из его фаз в формировании зрелого зародыша.

Материал и методика

Для работы были взяты два сорта озимой пшеницы, созданные в Мироновском НИИ селекции и семеноводства пшеницы им. В. Н. Ремесло, — Мечта 1 и Мироновская 808. Растения выращивали в камерах искусственного климата ВКШ-73 фитотрона Мироновского НИИ ССП им. В. Н. Ремесло при температурном режиме: 22 °С — днем и 20 °С — ночью (фотопериод 16 ч, влажность 50—60%).[1]

Темпоральные фиксации зерновок проводились фиксаторами Навашина и Модилевского. Постоянные препараты изготовляли по общепринятой цитологической методике. Срезы толщиной 18 и 20 мкм окрашивали по Фёльгену галлоцианин-хромовыми квасцами и основным фуксином по Модилевскому. При просмотре препаратов измеряли длину продольных срединных срезов зародышей. В каждом сроке фиксации анализировали не менее 10—15 зародышей. Результаты измерений обрабатывались статистически (Афифи, Эйзен, 1982) с применением ЭВМ.

Результаты исследования и обсуждение

Сорт Мечта 1. На 2-е сут после опыления в зародыше происходит 7 и более делений. Размеры зародыша варьируют от 55 до 100 мкм, число составляющих клеток — от 8 до 22 (см. таблицу). Наиболее энергично процессы деления клеток протекают в апикальной зоне зародыша; в базальном его конце митозы более редки. Прирост зародыша слабо заметен. Цитоплазма его клеток вакуолизирована, однако с увеличением их числа плотность цитоплазмы возрастает. Структура зародыша рыхлая, клеточные оболочки очень тонкие, их адгезивные свойства слабо выражены.

На 4-е сут после опыления (табл. I, *а*) в зародыше насчитывается примерно 70—80 и более клеток, а длина его достигает в среднем 160 мкм. Зародыш заметно удлиняется и приобретает булавовидную форму. Клетки его имеют вид правильных многогранников со сферическими ядрами, занимающими основной объем клетки; цитоплазма их плотная. Прирост зародыша обусловлен преиму-

---

[1] В эксперименте принимала участие Г. С. Колючая (Мироновский НИИ ССП им. В. Н. Ремесло).

Количественная характеристика роста зародышей озимой пшеницы на разных стадиях развития ($P=0.05$)

Сорт Мечта 1				Сорт Мироновская 808			
периоды формирования зародышей	возраст зародышей, сут	размер зародыша, мм	число клеток	периоды формирования зародышей	возраст зародышей, сут	размер зародыша, мм	число клеток
I	2	0.074±0.015	8—20	I	2	0.073±0.003	3—4
	4	0.16±0.01	70—80		4	0.141±0.008	Более 60
II	6	0.28±0.05	Более 200	II	6	0.25±0.02	Более 200
	8	0.85±0.04	—		8	0.64±0.06	—
III	10	1.26±0.11	—	III	10	1.35±0.12	—
	12	1.69±0.10	—		12	1.84±0.08	—
IV	14	2.10±0.11	—	IV	14	2.27±0.06	—
	16	2.58±0.06	—		16	2.39±0.09	—
V	18	2.50±0.09	—		18	2.47±0.08	—
	20	2.43±0.07	—		20	2.56±0.09	—
	22	2.51±0.11	—	V	22	2.61±0.01	—
	25	2.41±0.07	—		25	2.48±0.07	—
	30	— —	—		30	2.54±0.04	—
	35	2.48±0.11	—		35	2.48±0.06	—

Примечание. Периоды формирования зародышей: I — глобулярный зародыш, II — начало дифференциации, III — органогенез, IV — завершение органогенеза, V — созревание зародыша.

щественно делением клеток без заметного их растяжения и вакуолизации. Клетки эндосперма, поначалу плотно прилегающие к зародышу, лизируются, образуя зону из разрушенных клеток, в которой просматриваются нити агглютинированного хроматина.

Длина 6-суточных зародышей (табл. I, *б*) колеблется в широком диапазоне — от 170 до 400 мкм. Это время начала дифференциации и активного роста зародыша, в течение которого можно выделить 2 этапа. На 1-м, когда величина зародыша составляет 180—240 мкм, происходит разрастание апикально-латеральной области в сторону плацентохалазы, в результате чего образуется выступ или вырост, под которым наружные слои клеток впячиваются и формируется так называемая поперечная инвагинация. В некоторых случаях этот вырост имеет форму крючка. В дальнейшем в зависимости от степени загиба апикального выроста дифференцированный зародыш будет иметь более или менее согнутую форму. Отметим, что, по нашим наблюдениям, апикальный вырост — это лишь часть своеобразной волны активно делящихся клеток, которая распространяется по большей части поверхности зародыша в направлении поперечной инвагинации. Максимальное разрастание этой ткани наблюдается в апикальной области зародыша, а тонкий слой ее клеток дорастает несколько позднее до основания суспензора и начинающей закладываться точки роста, постепенно образуя вокруг нее кольцеобразный валик колеоптиля. Однако это уже 2-й этап начала дифференциации, когда длина зародыша составляет от 280 до 400 мкм. Он характеризуется заложением валика колеоптиля (сначала со стороны щитка, затем со стороны подвеска) и последовательным формированием двух очагов меристемы — апекса побега и апекса главного корня. С этого этапа начинается усиленный рост зародыша, который обусловливается как увеличением числа клеток, так и их растяжением. Митотическая активность клеток наблюдается в зоне верхушки щитка, колеоптиля, точки роста стебля и главного корня. Растяжение и вакуолизация клеток имеют место в подвеске, прилегающих к нему клетках и в области щитка (табл. I, *б*). Итак, в начале дифференциации зародыша первым закладывается щиток, затем — колеоптиль, процесс формирования которого несколько затягивается, и одновременно с ним закладывается меристема точки роста, а чуть позднее — меристема главного корня.

8-суточные зародыши (средние размеры — 850 мкм) характеризуются преобладающим ростом щитка и развитием апекса почки (табл. I, *в*). Главный корень продолжает дифференцироваться, но занимает еще небольшую область. Напротив него обособляется эпибласт. Профиль постепенно суживающегося отверстия колеоптиля асимметричен и образует отчетливую выпуклость под щитком. Со стороны эпибласта закладывается бугорок 1-го листа, хорошо заметный напротив отверстия колеоптиля. Дифференцируется проводящая система щитка. Подвесок увеличивается за счет разрастания и сильной вакуолизации клеток.

У 10-суточных зародышей (1.26 мм) значительно удлиняется щиток, дифференцируется его эпителий (табл. I, *г*). На брюшной стороне щитка образуется выступ — лигула, которая, окружая почечку, у ее основания переходит в эпибласт. Отверстие наверху колеоптиля уменьшается и смещается к брюшной стороне щитка. У крупных зародышей отверстие зарастает. В почечке закладывается бугорок 2-го зародышевого листка. Разрастаются главный корень и колеориза, дифференцируется корневой чехлик.

У 12-суточных зародышей (1.69) колеоптиль и первый зародышевый лист образуют сомкнутые конусы вокруг точки роста. Закладывается 3-й лист почечки. Главный корень удлиняется в базальном направлении. Напротив эпибласта формируется первая пара добавочных корней. Дифференцируется проводящая система почечки и главного корня. Клетки щитка и колеоризы вакуолизированы. Причем колеориза у зародышей этого срока достигает максимального развития.

Органогенез 14-суточных зародышей (2.10 мм) в основном завершен. Почечка и главный корень удлиняются; их угол наклона по отношению к центральной оси зародыша увеличивается. Клетки колеоптиля, мезокотиля и эпибласта вакуолизируются.

Длина 16-суточных зародышей (2.58 мм) достигает максимального значения. Вершина эпикотиля отделена совсем небольшим пространством от лигулы щитка (табл. I, *д*). Основание щитка удлиняется и утолщается. Выше первой пары добавочных корней закладывается 2-я пара.

Почечка 18-суточных зародышей достигает лигулы щитка (табл. I, *е*). В пазухе колеоптиля дифференцируется бугорок 1-й стеблевой почки. Главный корень и корневой чехлик хорошо развиты и отделяются полостью от колеоризы, которая к этому времени заметно истончается. Основание щитка дорастает до суспензора.

20-суточные зародыши несколько утолщаются. Клетки щитка окружены сильно увеличенными межклеточными полостями. Ткани щитка, колеоризы, эпибласта и верхушки колеоптиля обнаруживают удивительное структурное сходство. Вакуолизированные клетки этих тканей в виде разнообразных многогранников как бы погружены в межклеточное вещество. Часть клеток щитка и колеоризы теряют свой протопласт. К этому времени можно считать, что процессы морфогенеза, сопровождающие развитие эмбриона, заканчиваются.

Сорт Мироновская 808. 2-суточный зародыш этого сорта состоит, как правило, из 3—4 клеток, при этом длина его равняется в среднем 73 мкм, т. е. почти столько же, сколько у 2-суточного зародыша сорта Мечта 1, состоящего из 8—20 клеток.

В 4-суточном зародыше (табл. II, *а*) число клеток увеличивается в 10—12 раз, а длина зародыша возрастает вдвое. Прирост зародыша сопровождается измельчением клеток, основной объем которых занимают сферические ядра.

В 6-суточных зародышах, длина которых составляет в среднем 250 мкм, наблюдаются начальные этапы дифференциации (табл. II, *б*, *в*), протекающие так же, как было описано у сорта Мечта 1. Однако размеры зародышей, приступающих к дифференциации, здесь несколько больше. Наряду с усилением митотической активности клеток в определенных зонах зародыша, в частности, в базальном конце и со стороны формирования щитка заметны растяжение и вакуолизация клеток.

У 8-суточного зародыша (табл. II, *г*) длиной 640 мкм дифференцируются щиток, колеоптиле, точка роста и зачаток 1-го листка, обозначаются зона главного корня и бугорок эпибласта. В щитке закладывается проводящая система. Четвертую часть от общей длины зародыша составляет подвесок, клетки которого значительно растягиваются.

10-суточные зародыши характеризуются значительным приростом (табл. II, *д*), их средние линейные размеры составляют 1350 мкм. В это время формируются все основные органы зародыша: вытягивается щиток, дифференцируется его эпителий, срастается колеоптиль, внутри которого обозначаются точка роста и два листка; формируются главный корень, корневой чехлик, дифференцируется проводящая система эпикотиля и зародышевой оси.

Через 12 сут происходят дальнейший рост (1.83 мм) и органогенез зародыша. Вслед за колеоптилем 1-й зародышевый лист смыкается вокруг точки роста, отрастают 3-й лист и 1-я пара добавочных корней. Вместе со щитком удлиняются зародышевая ось и эпикотиль.

В 14-суточных зародышах процессы дифференциации в основном завершаются (табл. II, *е*). На последующих сроках развития наблюдаются дальнейшее увеличение линейных размеров зародыша, разрастание его органов в длину и ширину, происходят закладка 2-й пары корешков, 1-й стеблевой почки, дорастание почечки до лигулы щитка. Через 22 сут после опыления зародыш полностью сформирован и достигает своих предельных размеров.

На основании выше приведенных данных весь процесс формирования зародыша можно разделить на несколько периодов. Для зародышей сорта Мечта 1 характерны следующие периоды: I период соответствует глобулярной фазе развития зародыша (2—5 сут после опыления); II — началу дифференциации на щиток и осевые органы (6—8 сут после опыления); III — активному органогенезу (9—12 сут); IV — завершению органогенеза (13—16 сут); V — стабилизации роста и созреванию зародыша (17—35 сут после опыления).

У сорта Мироновская 808 можно выделить аналогичные периоды, хотя временные характеристики двух последних несколько смещены: I — 2—5, II — 6—8, III — 9—13, IV — 14—20, V — 20—35 сут после опыления. Это различие заключается в том, что у 2-го сорта завершение дифференциации зародыша — IV период — сопровождается затуханием роста в длину и постепенным переходом в V период роста. В то же время у сорта Мечта 1 завершение органогенеза характеризуется интенсивным ростом зародыша в длину и резким его замедлением при переходе в V период.

I период характеризуется доминированием развития эндосперма над зародышем, вследствие чего прирост последнего в сравнении с зиготой незначителен. Рост зародыша заметно активизируется под конец периода. Переход к видимой морфологической дифференциации и усиленному росту — это начало II периода, в течение которого закладываются щиток, колеоптиль, почечка, главный корень и эпибласт. Важную роль в этих процессах играет активизация функции подвеска. Прирост зародыша обусловливается не только увеличением числа клеток, но и в значительной степени их растяжением. В III периоде наиболее активно проходит процесс дифференциации — формируются почти все основные органы зародыша, проводящая система, эпителий щитка. IV период отражает ростовые процессы дифференцированного, способного к активному способу питания зародыша. В это время разрастаются щиток, эпикотиль, зародышевая ось. Клетки тканей, за исключением апикальных меристем, вакуолизируются, клеточные оболочки утолщаются, постепенно расширяются межклеточные полости щитка, колеоризы, эпибласта и колеоптиле. V период, названный периодом стабилизирующего роста, характеризуется отсутствием каких-либо значительных изменений в размерах зародыша.

Итак, исследуемые сорта по характеру и темпам прохождения эмбриогенеза различаются несущественно. Зигота сорта Мироновская 808 позже приступает к делению, и ее первые дробления отстают по темпам от таковых сорта Мечта 1. Однако на 8—10-е сут разница в размерах зародышей обоих сортов уже не прослеживается. Прирост 2—4-суточных зародышей незначителен благодаря измельчению составляющих их клеток. Начало морфологической дифференциации и активного роста наблюдается у 6-суточных зародышей длиной ок. 200 мкм, в которых насчитывается примерно 200 клеток. При этом первым закладывается щиток, затем — колеоптиль, время заложения которого несколько растягивается, одновременно с ним дифференцируется апекс стебля, затем — корня. Завершение дифференциации отмечено на 14-е сут. Одновременно с этим исследуемые сорта различаются по продолжительности роста, который у зародышей сорта Мечта 1 резко останавливается на 16-суточной отметке, а у зародышей Мироновская 808 — постепенно через 22 сут.

По данным Y. Nagato (1978, 1981), исследовавшего количественные параметры роста зародыша риса, ячменя и пшеницы до стадии дифференциации, размеры и форма глобулярного зародыша вариабельны, поэтому основным показателем начала преобразований зародыша следует считать число составляющих его клеток. Такой критической точкой развития глобулярного зародыша злаков Nagato считает 100—200-клеточную стадию, на которой происходит усиление метаболической активности и межклеточных взаимодействий, что вызывает усиление темпов роста зародыша и последующее заложение 2 меристематических очагов — апексов стебля и корня. Действительно, понятие «критическая масса» клеток (Pollock, Jensen, 1964) служит морфологической характеристикой состояния зародыша в момент его перехода из одной фазы развития в другую, характеристикой того момента, ранее которого этот переход осуществиться не может, хотя само по себе наличие определенного числа клеток в зародыше еще не является достаточным условием его перехода в следующую фазу развития, для которого существенное значение имеют изменение качественного состояния клеток, происходящее в ходе молекулярной детерминации, а также изменение характера межклеточных взаимодействий.

По нашим наблюдениям, если 100-клеточная стадия зародыша соответствует началу усиления темпов роста, то 200-клеточная — это уже переходная к дифференциации зародыша, начало заложения щитка. 750—800-клеточные зародыши, которые, по мнению Nagato, приступают к морфологической дифференциации, характеризуются заложением меристемы главного корня, когда длина зародыша составляет около 500 мкм.

Исследуя морфологию дифференцирующегося зародыша, мы не могли не коснуться вопроса о генезисе его органов. Относительно происхождения зародышевых структур злаков высказано немало гипотез, которые обстоятельно рассматривались в монографии Т. Б. Батыгиной (1974). В целом можно присоединиться к наиболее современной точке зрения Van Lammeren и J. Kieft (1983), согласно которой щиток, колеоптиль и апекс побега дифференцируются из общего меристематического центра. Однако не вполне ясным остается происхождение эпибласта и колеоризы. Анализируя начальные процессы дифференциации, описываемые выше, а также структуру и физиологические функции тканей, покрывающих зародышевую ось и апекс стебля созревающего, зрелого и прорастающего зародыша, мы склоняемся к выводу о том, что щиток, колеоптиль, эпибласт и колеориза являются производными одной и той же ткани. Эту ткань, по-видимому, можно гомологизировать с семядолей, которая в ходе эмбриогенеза дифференцируется в структуры нового типа, свойственные лишь зародышам злаков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ: Подход с использованием ЭВМ. М.: Мир, 1982. 488 с. — *Банникова В. П.* Цитоэмбриология межвидовой несовместимости у растений. Киев: Наукова думка, 1975. 284 с. — *Батыгина Т. Б.* Эмбриология пшеницы. Л.: Колос, 1974. 206 с. — *Модилевский Я. С., Оксиюк П. Ф., Худяк М. И.* и др. Цитоэмбриология основных хлебных злаков. Киев: Изд-во АН УССР, 1958. 336 с. — *Мошкович А. И., Чеботарь А. А.* Рожь. Кариология, эмбриология, цитогенетика. Кишинев: Штиинца, 1976. 192 с. — *Чеботарь А. А.* Эмбриология кукурузы. Кишинев: Штиинца, 1972. 383 с. — *Яковлев М. С.* Структура эндосперма и зародыша злаков как систематический признак // Тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1950. Т. 1, сер. 7. С. 121—218. — *Lammeren Van A. A. M., Kieft J.* Embryogenesis in *Zea mays* L. Structural aspects of primary meristem formation // Fertilization and embryogenesis in ovulated plants. Bratislava: Veda, 1983. P. 287. — *Nagato Y.* Analyses on the Growth of Embryo in Some *Gramineae* // Japan. J. Breed. 1978. Vol. 28, N 2. P. 97—105. — *Nagato Y.* Rhythmic Variation in the Growth Rate of Embryo in *Triticum monococcum* L. // Japan. J. Breed. 1981. Vol. 31, N 1. P. 19—25. — *Pollock E. G., Jensen W. A.* Cell development during early embryogenesis in *Capsella* and *Gossipium* // Amer. J. Bot. 1964. Vol. 51, N 9. P. 915—921. — *Randolf L. F.* Developmental morphology of the caryopsis in maize // J. Agric. Res. 1936. Vol. 53, N 12. P. 818—916.

Институт клеточной биологии
и генетической инженерии АН УССР
Киев

Получено 30 VII 1990

УДК 635.965.287 (477)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 10

В. И. Мельник

GOODYERA REPENS (*ORCHIDACEAE*) НА УКРАИНЕ

V. I. MELNIK. *GOODYERA REPENS* (*ORCHIDACEAE*) IN THE UKRAINE

Изучено распространение, эколого-ценотические особенности и структура ценопопуляций редкого вида флоры Украины *Goodyera repens*. Предложены рекомендации по организации заказников для охраны вида.

Goodyera repens (L.) R. Br. — голарктический вид, эволюционно и экологически связанный с лесными формациями темнохвойной тайги. Основная часть ее ареала охватывает таежные районы Евразии от Фенноскандии до южной части Дальнего Востока, Сахалина и Хоккайдо (рис. 1). Отдельные местонахождения вида известны в Альпах, Балканах, Карпатах, Крыму, Малой Азии, на Кавказе, в горах Ирана, Средней Азии и Западного Китая, в Гималаях, Корее, Средней Японии, на Камчатке и в Северной Америке (Толмачев, 1954; Procházka, Velisek, 1983, и др.). Западнее Рейна проходит западная граница сплошной части ареала вида, северная его граница выходит за пределы полярного круга в Скандинавии и на Кольском п-ве (Hamel, Walther, 1986).

И. К. Пачоский (1897) на основании пяти известных по литературным и гербарным данным местонахождений указывал, что южная граница ареала вида на Восточно-Европейской равнине проходит через Волынскую и Черниговскую губернии. Поскольку с того времени *G. repens* не была обнаружена в Белорусском Полесье, белорусские ботаники Н. В. Козловская и В. И. Парфенов (1972) пришли к выводу, что южная граница распространения вида отодвинулась к северу и проходит в Предполесье по линии Беловежская Пуща—Зельва—оз. Гать—Столбцы—Валерьяны—Уречье—Бобруйск—Чириков, совпадающей с границей грабово-дубово-темнохвойных лесов. (Юркевич и др., 1979). С этим вряд ли можно согласиться, поскольку еще в 50-е годы А. И. Барбарич (1955) обнаружил 2 местонахождения вида в окр. сел Зульня

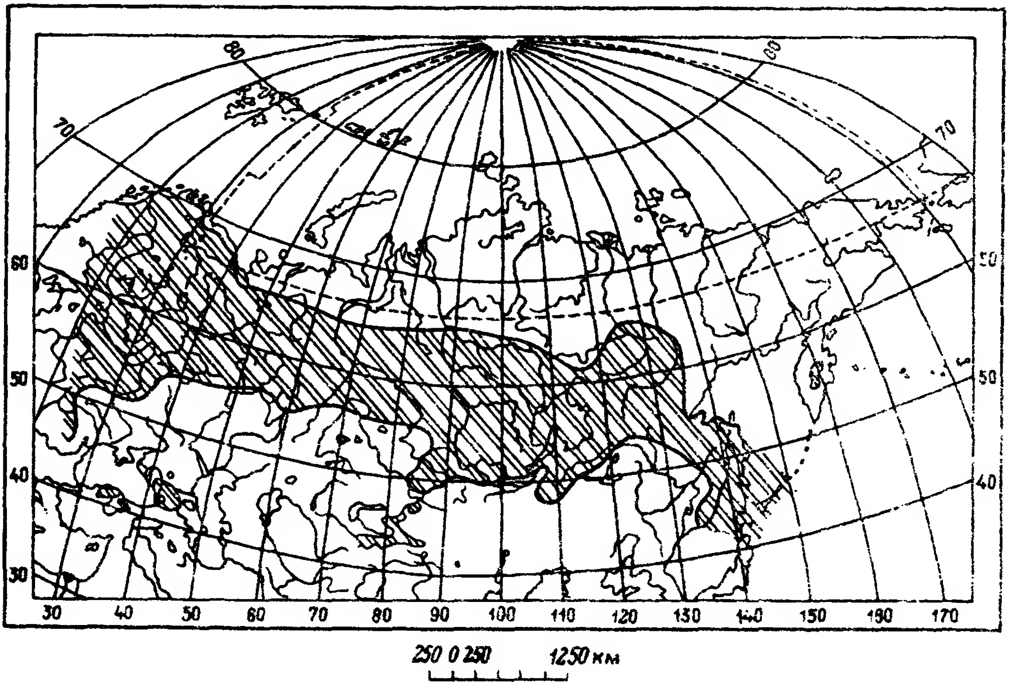


Рис. 1. Распространение *Goodyera repens* в СССР и в сопредельных странах (по А. И. Толмачеву, 1954).

и Рудня в Дубровицком р-не Ровенской обл. Новые местонахождения вида были обнаружены в Украинском Полесье в 80-е годы: в урочище Чонка проектируемого Днепровского природного национального парка в Репкинском р-не Черниговской обл. (Прядко, 1982), в Селезевском лесничестве Полесского государственного заповедника в Житомирской обл. (Андриенко и др., 1986), в Шацком природном национальном парке на Волыни (Ященко, 1985), в окр. сел Константиновка Сарненского р-на и Губков Березновского р-на Ровенской обл. (Протопопова, 1987), г. Костополя Ровенской обл. (Мельник, 1988). Кроме того, для специалистов оставалось не известным местонахождение вида в окр. с. Хотын у р. Горыни вблизи Ровно (Panek, 1939). Таким образом, в Украинском Полесье известно всего 15 местонахождений *G. repens* (рис. 2), причем более половины из них обнаружено в последнем десятилетии. Поэтому нет оснований говорить о сокращении ареала вида в Полесье. Однако, с другой стороны, это не свидетельствует и о его сплошном распространении в регионе. Очевидно, приведенная выше установленная белорусскими ботаниками линия представляет собой границу сплошного распространения вида, южнее которой встречаются островные местонахождения.

Островные местонахождения вида в равнинной части Украины не ограничены Полесьем. 3 местонахождения известно в пределах Подолии (Motyka, 1947; Бордзіловський, 1950), которые соединяют полесские местонахождения с карпатскими.

В Украинских Карпатах известно 16 местонахождений вида, приуроченных к Восточным Бескидам, Горганам, Черногоре (Бордзіловський, 1950; Протопопова, 1977; Загульский, 1988; Комендар, Домарецька, 1990, и др.). Непосредственно к ним примыкают немногочисленные местонахождения вида в Польше, Чехо-Словакии, Венгрии (Pawłowski, 1977; Czapody, 1982; Procházka, Velisek, 1983), образующие единый карпатский фрагмент ареала вида.

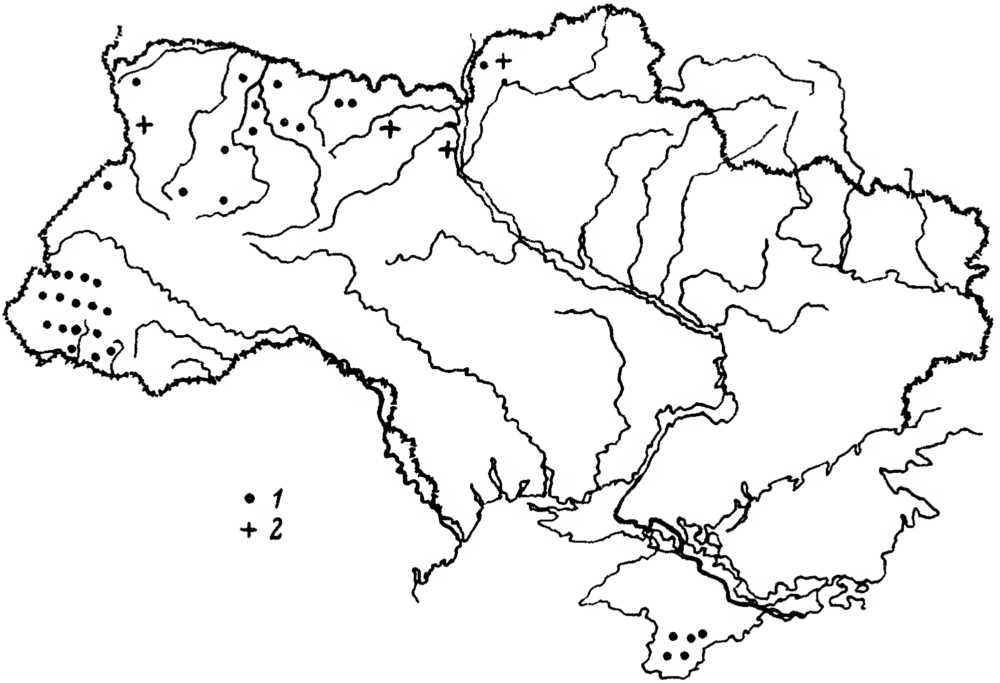


Рис. 2. Распространение *Goodyera repens* на Украине.
1 — сохранившиеся местонахождения; *2* — исчезнувшие местонахождения.

В Горном Крыму известно несколько местонахождений *G. repens* на южном макросклоне Главной гряды (Определитель..., 1972). В. Н. Голубев и Г. В. Русина (1985) обнаружили единственное местонахождение на северном макросклоне этой гряды северо-восточнее пос. Многоречье.

Согласно А. И. Толмачеву (1954), широкое и прерывистое распространение *G. repens* не может быть понято без допущения древности этого вида. С неогена *G. repens* сохранилась в Европе в реликтовых сосновых рощах и горных ельниках, не занятых оледенениями (Ziegenspeck, 1936). На Украине такими рефугиумами были Горный Крым, Карпаты и, по-видимому, север Подолии и юг Полесья. Современное распространение *G. repens* за пределами полярного круга косве́нно указывает на возможность произрастания вида вблизи ледников антропогена. С другой стороны, однако, учитывая, что *G. repens* обладает самыми мелкими семенами среди всех растений (вес одного семени 0.000002 г), способными распространяться на большие расстояния (Silwertown, 1987), не исключена также послеледниковая инвазия вида в Полесье из тайги. Поскольку *G. repens* отличается значительным полиморфизмом в диплоидном наборе хромосом (Вахрамеева, Денисова, 1975), хромосомный анализ украинских популяций позволит окончательно раскрыть их генетические связи с другими популяциями и пути формирования ареала вида на Украине.

Как уже указывалось, *G. repens* ценотически связана преимущественно с темнохвойными сообществами и произрастает в основном в еловых и пихтовых лесах, а в районах, где отсутствуют темнохвойные формации, — в сосновых лесах. При этом наиболее оптимальны для вида условия в свежих типах сосновых лесов со значительным участием в древостое *Picea abies* (Kolon et al., 1990).

В Украинских Карпатах, в горном массиве Черногора, *G. repens* произрастает в виде куртин в еловых лесах совместно с *Blechnum spicant, Soldanella montana, Lycopodium annotinum* и др. среди зеленых мхов *Hylocomium splendens, Dicranum scoparium* (Собко, 1989).

В Украинском Полесье, где темнохвойные сообщества занимают лишь 1500 га (0.05% лесопокрытой площади региона), местообитания *Goodyera repens* были ранее зафиксированы только в сосновых лесах. В отличие от них два выявленные нами в окр. г. Костополя Ровенской обл. местонахождения приурочены к островкам еловых лесов. Площадь первого ельника, в котором произрастает эта редкая орхидея (в 26 кв. Костопольского лесничества), — 4 га, второго (в 5 кв. Мащанского лесничества) — 1 га. В составе древостоя помимо *Picea abies* встречаются *Pinus sylvestris, Alnus glutinosa, Betula pendula, Carpinus betulus*. Средний возраст древостоя — 100 лет, средняя высота — 30 м, средний диаметр стволов — 40 см, бонитет — 1, полнота — 0.8. В подлеске изредка попадаются *Corylus avellana, Sorbus aucuparia*. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Oxalis acetosella* — 50%, *Maianthemum bifolium* — 80%, произрастают *Vaccinium myrtillus* — 5%, *Anemone nemorosa, Actea spicata, Circaea alpina, Daphne mezereum, Gymnocarpium dryopteris, Huperzia selago, Lycopodium annotinum, Pyrola rotundifolia, Trientalis europaea, Calluna vulgaris, Vaccinium vitis-idaea*. Мхи представлены *Pleurozium schreberi, Mnium affine*. В том же квартале Костопольского лесничества, а также в прилежащих кварталах *G. repens* произрастает в сосновых парцеллах грабово-сосновых лесов на площади ок. 40 га. Древостой двухъярусный. Первый ярус образован *Carpinus betulus*, второй — *Pinus sylvestris*, в составе древостоя изредка попадается *Pyrus communis*. Подлесок образован *Corylus avellana, Euonymus europaea*. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Oxalis acetosella*, а также встречаются *Ajuga reptans, Anemone nemorosa, Astragalus glycyllos, Betonica officinalis, Fragaria vesca, Hypericum perforatum, Lembotropis nigricans, Maianthemum bifolium, Melampyrum pratense, Ranunculus acer, Trientalis europaea, Vaccinium myrtillus, Rhodococcum vitis-idaea, Viola mirabilis*. Моховой покров образован *Pleurozium schreberi*.

В Полесском заповеднике и в проектируемом Днепровском природном национальном парке *G. repens* произрастает в ассоциациях Pinetum myrtilloso-ulliginoso-hylocomiosum и Pinetum cladinoso-hylocomiosum (Прядко, 1982; Бумар, 1989).

Согласно Ю. Р. Шеляг-Сосонко (1980), *G. repens* является обычным видом буковых лесов Подолии и наряду с другими бореальными видами определяет их флористическую специфичность по сравнению с буковыми лесами других регионов Европы. Однако ни одно из известных на крайнем севере Подолии местонахождений не приурочено к буковым лесам. Помимо местообитаний вида в сосновых лесах на Подолии, известно одно местообитание *G. repens* в буково-сосновых лесах Расточья (во Львовской обл.), где вид занимает сосновые парцеллы. В связи с развитием широколиственных лесов на месте хвойных *G. repens* исчезла из многих мест Европы (Ziegenspeck, 1936). Она избегает даже мелколиственных лесов, образовавшихся на месте сведенных хвойных (Вахрамеева, Денисова, 1975). Таким образом, положение о произрастании вида в буковых лесах Подолии является ошибочным.

В горных лесах Крыма *G. repens* приурочены к формации Pinetum pallasiana и сосновым синузиям буково-сосновых лесов (Определитель..., 1972; Голубев, Русина, 1985).

G. repens — типичный модулярный организм. Согласно D. Harper (Бигон и др., 1989), у модулярных организмов в отличие от унитарных из зиготы развивается некоторая единица строения (модуль), порождающая затем все новые и новые модули, напоминающие самый первый. У высших растений модулем является лист вместе с его пазушной почкой и участком стебля, т. е. побег.

Численность и возрастной состав ценопопуляций *Goodyera repens* в лесах Украинского Полесья (Костопольский лесхоз Ровенской обл., 1990 г.)

№ п.п.	Наименование лесничества	Условия местопроизрастания	Общая численность особей на 1 м^2	Численность особей по возрастам на 1 м^2			
				g	*v*	*i*	*j*
1	Мащанское	Еловый лес	32—50	8—11	7—9	7—8	10—12
2	Костопольское	» »	31—90	4—8	12—25	10—40	5—17
3	»	Грабово-сосновый лес	21—76	2—8	8—24	5—19	6—25

Рост растений состоит в накоплении таких модулей. В отличие от многих других модулярных растений модули *G. repens* четко морфологически различаются между собой по уровню онтогенетического развития. Поскольку каждый модуль *G. repens* четко морфологически отграничен от других, модули являются удобными счетными единицами для определения численности и возрастного состава ценопопуляций вида.

H. Ziegenspeck (1936) выделяет четыре этапа в онтогенезе *G. repens*. Эта периодизация положена нами в основу анализа возрастного состава ценопопуляций вида. Приводим краткую характеристику каждого возрастного состояния *G. repens*: ювенильные растения (*j*) имеют по 1—2 недоразвитых листьев, продолжительность периода — до 5 лет, имматурные растения (*i*) — состоят из ортотропного побега, заканчивающегося 3—5 листьями, продолжительность периода — до 6 лет, виргинильные растения (*v*) (по терминологии Ziegenspeck, «взрослые вегетативные») имеют розетку из 5—8 развитых листьев, продолжительность периода до 7 и более лет, генеративные растения (*g*) имеют розетку из 5—8 листьев, цветоносный стебель с 3—5 стеблевыми листьями, продолжительность периода до 20 лет.

В таблице отражены результаты учета численности и возрастного состава ценопопуляций вида в местонахождениях в Полесье. Учет численности проводился на площадках в 1 м^2, которые располагались систематически-выборочно в количестве 10 шт. в каждом местонахождении и фиксировали все типы микросреды.

В других местонахождениях вида на Украине численность особей в ценопопуляциях также невысокая. В Полесском заповеднике, по данным Г. И. Бумар (1989), в одном месте приходится 72 особи на 1 м^2 (данные учета 1987 г.), в другом месте численность особей уменьшилась от 46 в 1984 г. до 4 в 1986 г. Впрочем, такое уменьшение численности популяции вида не обязательно должно быть связано с отмиранием особей. Не исключен также их переход к подземному образу жизни. Как указывает Silvertown (1987), при ухудшении условий произрастания растения *G. repens* переходят к подземному образу жизни и могут пребывать в таком состоянии около двух десятков лет.

Единственная популяция вида на северном макросклоне Главной гряды Крымских гор насчитывает всего 55 особей и лишь 3 из них находятся в генеративном состоянии (Голубев, Русина, 1985). В Украинских Карпатах вид довольно редок. Об этом свидетельствует тот факт, что в этом регионе после 1950 г. *G. repens* находили лишь несколько раз (Загульский, 1988). В Полесье вид исчез из окр. городов Владимир-Волынский, Коростышев, Киев, Чернигов, где он произрастал в конце прошлого—начале нынешнего столетий.

Регрессивные изменения хорологии вида происходят по всей Европе. Например, уничтожена многочисленная популяция в Орлицких горах в Чехо-Словакии, вид исчез из окрестностей городов Шопрон в Венгрии и Бранденбург в Германии (Czapody, 1982; Procházka, Velisek, 1983; Hamel, Walther, 1986). Большую угрозу для существования популяций вида в Европе представляют вырубки хвойных лесов. Так, во многих известных по старым фитоценотическим описаниям местонахождениях в Швейцарии *G. repens* в настоящее время исчезла в результате проведенных рубок (Klissling et al., 1988). В ненарушенных местообитаниях в Швейцарии вид не подвергается опасности уничтожения (Landolt, et al., 1982). Отсутствие антропогенных воздействий благоприятно сказывается на состоянии трех немногочисленных популяций вида в заповедной Августовской Пуще в Польше, насчитывающих в своем составе соответственно 1830, 1750, 3000 особей (Kolon et al., 1990).

Как редкий реликтовый вид *G. repens* внесена в Красную книгу Украины (Червона книга..., 1980). Вид охраняется также в Латвии, Германии, Чехо-Словакии, Венгрии, Болгарии и других странах Европы (Czapody, 1982; Procházka, Velisek, 1983; Червена книга..., 1984; Latvijas..., 1985; Hamel, Walther, 1986).

В отличие от других редких видов украинской флоры популяции *G. repens* репрезентативно представлены в заповедном фонде республики: в Ялтинском горно-лесном, Карпатском, Полесском заповедниках, заповеднике «Расточье», Шацком природном национальном парке. Рекомендации по организации заказника для охраны *G. repens* в долине р. Замчисько в Ровенской обл. переданы в Госкомприроды УССР.

В коллекциях ботанических садов *G. repens* отсутствует (Редкие..., 1983), поскольку выращивание вида в культуре процесс довольно трудоемкий (Собко, 1989). Для прорастания семян и развития всходов *G. repens* необходим симбиоз с микоризой *Ceratobasidium cornigerum* и *Rhizoctonia goodyera-repentis* (Вахрамеева, Денисова, 1975; Procházka, Velisek, 1983). Однако вид спонтанно внедряется под полог лесных культур хвойных пород (Вальтер, 1982). Этому благоприятствуют разнос мелких семян ветром на большие расстояния и наличие на опавшей хвое грибов-симбионтов *G. repens*. В 1986 г. нами была перенесена из природы в искусственно созданный ельник в Центральном республиканском ботаническом саду АН УССР куртинка *G. repens*. Вид хорошо прижился, цветет, размножается вегетативно.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андриенко Т. Л., Попович С. Ю., Шеляг-Сосонко Ю. Р. Полесский государственный заповедник; Растительный мир. Киев: Наукова думка, 1986. 205 с. — *Барбарич А. І.* Флора і рослинність Полісся Української РСР // Нариси про природу і сільське господарство Українського Полісся. Київ: Вид-во Київського університету, 1955. С. 269—319. — *Бигон М., Харпер Д., Таусенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. 667 с. — *Бордзіловський Є. І.* Родина зозулинцеві — *Orchidaceae* Lindl. // Флора УРСР. Київ: Вид-во АН УРСР, 1950. Т. 3. С. 312—401. — *Бумар Г. И. Goodyera repens* (L.) R. Br. у Поліському державному заповіднику // Укр. ботан. журн. 1989. Т. 46, № 6. С. 42—45. — *Вальтер Г.* Общая геоботаника. М.: Мир, 1982. 261 с. — *Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В.* Гудайера ползучая // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1975. Вып. 2. С. 5—10. — *Голубев В. Н., Русина Г. В.* О новых находках редких бореальных видов в Крыму // Бюл. Никитского ботан. сада, 1985. Вып. 58. С. 13—18. — *Загульский М. Н.* Орхидные Украинских Карпат и их охрана // Карпатская флора: Сб. докл. на Междунар. рабочей конф. СЭВ. Братислава, 1988. С. 136—138. — *Козловская Н. В., Парфенов В. И.* Хорология флоры Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1972. 312 с. — *Комендар В. І., Домарецька Л. Д.* Охорона видів родини *Orchidaceae* Juss. у Карпатах // Український ботан. журн. 1990. Т. 47, № 1. С. 84—90. — *Мельник В. И.* Современное состояние *Goodyera repens* в Полесье // Охрана и культивирование орхидей: Тез. докл. III Всесоюз. совещ. (Москва, февраль, 1987) С. 31—32. — *Мельник В. І.* Флористичні знахідки на Українському Поліссі // Український ботан. журн. 1988. Т. 45, № 6. С. 73—75. — *Определитель* высших растений Крыма / Под ред. Н. И. Рубцова. Л.: Наука, 1972. 550 с. — *Пачоский И. К.* Флора Полесья и прилегающих местностей // Тр. СПб. об-ва естествоиспытателей. 1897. Т. 27. С. 1—103. — *Прядко О. І.* Флористичні знахідки на території Дніпровського природного парку // Український ботан. журн. 1982. Т. 39, № 5. С. 93—96. — *Протопопова В. В.*

Родина 135 Орхідні — *Orchidaceae* // Визначник рослин Українських Карпат. Київ: Наукова думка, 1977. С. 382—390. — *Протопопова В. В.* Ятрышникоцветные (Зозулинцецвітні) — *Orchidales* // Определитель высших растений Украины. Киев: Наукова думка, 1987. С. 405—412. — *Собко В. Г.* Орхідеї України. Київ: Наукова думка, 1989. 192 с. — *Редкие* и исчезающие виды природной флоры СССР, культивируемые в ботанических садах и других интродукционных центрах страны. М.: Наука, 1983. 303 с. — *Толмачев А. И.* К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 155 с. — *Червена книга* на НР България. Т. 1. Растения. София: Изд-во на Българската Академия на науките, 1984. 448 с. — *Червона книга* Української РСР. Київ: Наукова думка, 1980. 500 с. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Буковые леса // Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 155—158. — *Юркевич И. Д., Адерихо В. С.* Растительность Белоруссии, ее картографирование, охрана и использование. Минск: Наука и техника, 1979. 245 с. — *Ященко П. Т.* Флористична оцінка території Шацького природного парку // Український ботан. журн. 1985. Т. 42, № 3. С. 73—79. — *Czapody J.* Védett növenyeink. Budapest: Gondolat, 1982. 338 p. — *Hamel G., Walther H.* Orchideen. Bildtafeln mitteleuropäicher Arten, Formen und Bastarde. Jena: VEB Gustav Ficher Verlag, 1986. Teil 2. 64 S. — *Kissling P., Kuhn N., Wildi O.* Le releve mérocénotique et son application à l'étude du changement floristique en forêt // Botanica Helvetica. 1988. Vol. 98, N 1. P. 39—75. — *Kolon K., Sarosiek, Żarczyńska H.* The ecology of populations of *Goodyera repens* (L.) R. Br. in the area of Audustów Forest // Acta Universitatis Wratislaviensis. 1990. N 1055 (Proceedings of the Symposium on Biology and Ecology of the European Orchids). P. 85—93. — *Landolt E., Fuchs H.-P., Heitz C., Sutter R.* Bericht über die Gefährdeten und Seltenen Gefasspflanzenarten der Schweiz // Berichte Geobotaniches Institut ETH. 1982. Bd 49. S. 195—218. — *Latvijas* PSR Sarkanā grāmata. Retās un iznikstašas dzienieku un augu sugas. Riga: Zinatne, 1985. 527 s. — *Lieutaghi B.* L'environement végétal. Flore, végétation et civilisation. Neuchatel: Delachaux et niestlé, 1972. 320 p. — *Motyka J.* Rozmieszczenie i ekologia roślin naszyniowych na północnej krawedzi zachodniego Podola // Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska. Sectio C. 1947. T. 6, N 8. S. 1—400. — *Panek J.* Roślinnosc stepowa i naskalna lessowego Wołynia // Rocznik Wołyński. 1939. N 7. S. 26—66. — *Pawłowski B.* Szata roślinna gór polskich // Szata roślinna Polski. Warszawa: PWN, 1977. T. 2. S. 189—1252. — *Procházka F., Velisek V.* Orchideje naši prirody. Praha: Akademia, 1983. 28[illegible] s. — *Silvertown J. W.* Introduction to plant population ecology. New York: Longman, 1987. 229. — *Ziegenspeck H. Orchidaceae* // Lebensgechichtes der Blutenpflanzen. Stuttgart, 1936. Bd 2. S. 503—516.

Центральный республиканский
ботанический сад АН УССР
Киев

Получено 10 IV 1991

УДК 582.998.2+581.9

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 10

О. Н. Дубовик, С. Л. Мосякин

ARTEMISIA VERLOTIORUM (*ASTERACEAE*) — НОВЫЙ АДВЕНТИВНЫЙ ВИД ФЛОРЫ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

O. N. DUBOVIK, S. L. MOSYAKIN. *ARTEMISIA VERLOTIORUM* (*ASTERACEAE*), A NEW ADVENTIVE SPECIES OF THE NORTH CAUCASUS FLORA

В статье сообщается о находке *Artemisia verlotiorum* на Северном Кавказе в Пятигорске. Произведена ревизия указаний *A. verlotiorum* для европейской части СССР. Достоверно известен этот вид в Крыму. Севернее встречается главным образом *A. umbrosa*.

В последние годы в европейской части СССР отмечается довольно быстрое распространение нескольких адвентивных видов рода *Artemisia* L. (*Asteraceae*). Наиболее известны из них *A. sieversiana* Willd. и *A. tournefortiana* Reichenb. На данной территории известны также местонахождения нескольких заносных видов типовой секции рода (sect. *Artemisia*) (Вынаев, Третьяков, 1978; Lellep, 1978; Гусев, 1980; Galinis, 1980; Игнатов и др., 1983; Пузырев, 1985, 1989; Леонова, 1987; Табака и др., 1988; Mosyakin, 1990, и др.). Наиболее интересны сведения о распространении *A. verlotiorum* Lamotte s. str. Этот адвентивный вид, очевидно, происходит из Юго-Западного Китая. Он довольно широко расселился в зарубежной Европе (Gams, 1929; Brenan, 1950; Gutte, Pyšek, 1972; Tutin et al., 1976; Jäger, 1988, и др.) и неоднократно приводился для разных регионов европейской части СССР (см. ссылки выше).

Однако, как показал ранее один из авторов настоящей статьи (Mosyakin, 1990), большая часть этих указаний (в частности, местонахождения в Ленинградской обл., Белоруссии, Удмуртии) ошибочны. В действительности они относятся к *A. umbrosa* (Bess.) Turcz. ex Pamp. (*A. lavandulaefolia* auct. p. p., nom. ambig., non *A. lavandulifolia* Salisb.; *A. dubia* auct. non Wall. ex Bess). Весьма сомнительно также указание о произрастании *A. verlotiorum* s. str. в Московской обл., поскольку морфологические признаки, указываемые для собранных там растений (Игнатов и др., 1983), не соответствуют признакам *A. verlotiorum* s. str. Большая часть изученного нами материала с территории Московской обл. также относится к *A. umbrosa*, но в сборах оттуда присутствуют и другие близкие виды.

К сожалению, мы не имели возможности изучить гербарные материалы из Прибалтики, поэтому окончательное суждение о видовой принадлежности собранных там растений, приведенных под названием «*A. verlotiorum*», пока невозможно. В статье С. Л. Мосякина (Mosyakin, 1990) имеется ключ для определения адвентивных видов секции *Artemisia*, известных с территории европейской части СССР.

Таким образом, можно констатировать, что в настоящее время в европейской части СССР активно расселяется именно *A. umbrosa*, однако ее истинное распространение остается пока не совсем ясным, поскольку данный вид постоянно путают с *A. verlotiorum* и, возможно, другими видами полыней из родства *A. vulgaris* s. l.

H. Hara (1980) считает приоритетным для данного вида (*A. umbrosa*) название *A. codonocephala* Diels. Судя по приведенной обширной синонимике, он понимает этот вид достаточно широко. Вследствие этого у нас нет полной уверенности в идентичности *A. codonocephala* и *A. umbrosa*. По этой причине мы пока что предпочитаем применять по отношению к нашему адвентивному виду именно последнее название, поскольку его трактовка не вызывает у нас никаких сомнений.

Аутентичные образцы *A. umbrosa* (в том числе и лектотип) имеются в гербариях В. Г. Бессера и Н. С. Турчанинова в Киеве (KW). В дальнейшем эти материалы необходимо сравнить с типом *A. codonocephala* для подтверждения их конспецифичности.

A. verlotiorum s. str. в СССР достоверно известен в Крыму, где его впервые привел H. Gams (1929). О. Н. Дубовик в 1979 г. повторно собрала этот вид в том же местонахождении в окрестностях Государственного Никитского ботанического сада на обочине дороги, ведущей от главного входа в сад на Ялтинскую трассу, рядом с поселком научных сотрудников сада.

Кроме того, в очень сходном местообитании О. Н. Дубовик 22 X 1989 г. обнаружила *A. verlotiorum* на Кавказе в Пятигорске при подъеме на гору Машук, на ее южном склоне, покрытом редкой древесной растительностью, ниже беседки «Эолова арфа», недалеко от питьевого бювета с нарзаном. Полынь образовывала небольшие куртинки среди травы слева от пешеходных дорожек. При этом нужно отметить явное преобладание вегетативных побегов полыни.

Мы считаем, что это не единственное местонахождение данного вида на Кавказе. Как любезно сообщил нам профессор F. Ehrendorfer (Австрия), в 1990 г. он видел в Батумском ботаническом саду большие заросли сорного длиннокорневищного вида полыни, который явно не идентичен с *A. vulgaris* и, очевидно, представляет собой *A. verlotiorum*. Весьма правдоподобно также указание *A. verlotiorum* s. str. для Средней Азии (Никитин, Гельдиханов, 1988).

По литературным данным, *A. verlotiorum* широко расселился на юге зарубежной Европы, в частности, во Франции, в Италии, Испании и т. д. (Tutin et al., 1976; Jäger, 1988, и др.), к северу от Альп встречается гораздо реже. Не исключено, что некоторые указания для Центральной Европы окажутся относящимися не к *A. verlotiorum* s. str., а к другим видам, подобно тому, как это оказалось для указаний в европейской части СССР. *A. verlotiorum* также известен на Ближнем Востоке (Сирия и Иордания) (Al Hakim, 1986; Baierle et al., 1988) и на северо-востоке Турции (Jäger, 1988). Таким образом, основная часть синантропного ареала данного вида находится в пределах Средиземноморья. Очевидно, *A. verlotiorum* — довольно теплолюбивый вид, который не способен активно и широко расселиться к северу от указанного региона.

По мнению одного из авторов статьи (О. Н. Дубовик), этот вид распространен в Европе, а также в отдельных местонахождениях на Кавказе, в Малой Азии и на восточном побережье Средиземного моря — в Сирии и Иордании главным образом в пределах Европейско-Кавказской подобласти Средиземногорной ботанико-географической области Лавразии в понимании А. А. Колаковского (1980). В прошлом Средиземногорная область была одним из крупнейших центров эволюции как голосеменных, так и покрытосеменных растений. В частности, *A. verlotiorum* связан своим происхождением с горами Высокой Азии (подобласть Средиземногорной области). В настоящее время этот вид распространяется в пределах указанной области, что может служить дополнительным косвенным доказательством в пользу признания Средиземногорной ботанико-географической области.

Обращает на себя внимание тот факт, что местонахождения *A. verlotiorum* на юге СССР в той или иной мере приурочены к ботаническим садам, паркам и т. д. В Крыму это Государственный Никитский ботанический сад, в г. Пятигорске — территория парка и прилегающие склоны. В. В. Никитин и А. М. Гельдиханов (1988) приводят *A. verlotiorum* для Туркмении с пометкой: «Сорное на поливных землях, занесенное. — Ашхабад, Кеши, Ботанический сад». Весьма вероятно нахождение *A. verlotiorum* в ботанических садах Черноморского побережья Кавказа, особенно в Батумском, о чем мы уже упоминали. Кроме того, вид приводился для прилегающих регионов на территории Турции.

Эта особенность в распространении, на наш взгляд, свидетельствует о способе заноса данного вида. Вероятнее всего, фрагменты корневищ *A. verlotiorum* были занесены в указанные ботанические сады и парки вместе с посадочным материалом. Хорошо известно, что многие интродуцированные виды дендрофлоры Крыма и Кавказа ввозились туда из ботанических садов Средиземноморья (Франции, Италии и т. д.), где *A. verlotiorum* широко распространен. Несколько менее вероятен занос данного вида вместе с семенами культурных растений.

В дальнейшем предстоит большая работа по выяснению реального распространения *A. verlotiorum* s. str. и близких адвентивных видов в СССР и зарубежной Европе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вынаев Г. В., Третьяков Д. И. Эколого-географическая характеристика видов рода *Artemisia* L. флоры БССР // Ботаника: исследования. Минск, 1978. Вып. 20. С. 101—111. — *Гусев Ю. Д.* Новые сведения по адвентивной флоре разных областей таежной зоны европейской части СССР // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 2. С. 249—255. — *Игнатов М. С., Макаров В. В., Чичев А. В., Швецов А. Н.* Флористические находки на железных дорогах Московской области // Бюл. Главн. Ботан. сада. 1983. Вып. 129. С. 43—48. — *Колаковский А. А.* Флора Абхазии. Тбилиси: Мецниереба, 1980. Т. 1. 210 с. — *Леонова Т. Г.* Конспект рода *Artemisia* L. (*Asteraceae*) флоры европейской части СССР // Нов. сист. высш. раст. 1987. Т. 24. С. 177—201. — *Никитин В. В., Гельдиханов А. М.* Определитель растений Туркменистана. Л.: Наука, 1988. 680 с. — *Пузырев А. Н.* Дополнение к адвентивной флоре Удмуртии // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 2. С. 268—271. — *Пузырев А. Н.* Новые и редкие адвентивные растения Удмуртии (по исследованиям 1981—1986 гг.) // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 5. С. 761—765. — *Табака Л., Гаврилова Г., Фатаре И.* Флора сосудистых растений Латвийской ССР. Рига: Зинатне, 1988. 195 с. — *Al Hakim W.* Enumeratio plantarum Syriae // Naturalia monspeliensia. Sér. Bot. 1986. Fasc. 51. 77 p. — *Baierle H. U., El-Oqlah A. A., Kürschner H.* Some new and interesting records for the Flora of Transjordan // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1988. Vol. 45, N 3. P. 457—468. — *Brenan J. P. M.* Artemisia verlotiorum Lamotte and its occurence in Britain // Watsonia. 1950. Vol. 1. P. 209—223. — *Galinis V. Artemisia* L. // Lietuvos TSR Flora. Vilnius, 1980. T. 6. P. 115—128. — *Gams H. Artemisia* L. // Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. München, 1929. Bd 6, Hf 2. S. 626—672. — *Gutte P., Pyšek A. Artemisia verlotiorum* Lamotte — eine für die Tschechoslowakei neue Art // Preslia. 1972. Vol. 44. S. 47—49. — *Hara H.* Comments on the East Asiatic plants (8) // Journ. Jap. Bot. 1980. Vol. 55, N 1. P. 321—327. — *Jäger E. I.* Möglichkeiten der Prognose synanthroper Pflanzenausbreitungen // Flora. 1988. Vol. 180. S. 101—131. — *Lellep E. Artemisia* L. // Eesti NSV Flora. Tallinn, 1978. T. 6. P. 220—252. — *Mosyakin S. L.* New and noteworthy alien species of *Artemisia* L. (*Asteraceae*) in the Ukrainian SSR // Укр. ботан. журн. 1990. Т. 47, № 4. С. 10—13. — *Tutin T. G., Persson K., Guterman W. Artemisia* L. // Flora Europaea. Cambridge: Univ. Press, 1976. Vol. 4. P. 178—186.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР
Киев

Получено 4 XII 1990

УДК 581.526.3 : 581.9 (470.1)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 10

Н. В. Вехов

ГИДРО- И ГИДАТОФИТЫ ИСКУССТВЕННЫХ ВОДОЕМОВ УРБАНИЗИРОВАННЫХ ЛАНДШАФТОВ ВОРКУТЫ И ЕЕ ОКРЕСТНОСТЕЙ (ВОСТОК БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЫ)

N. V. VEKHOV. HYDRO- AND HYDATOPHYTES OF ARTIFICIAL RESERVOIRS OF URBAN LANDSCAPES OF VORKUTA AND ITS NEIGHBOURHOOD (THE EAST OF THE BOLSHEZEMELSKAYA TUNDRA)

В различных искусственных водоемах (разновозрастные песчаные, гравийные, глинистые и песчано-гравийные карьеры, канавы вдоль дорог, насыпей, ямы и т. д., подпруженные озера) урбанизированных территорий Воркутинского промышленного комплекса обнаружено 15 видов гидро- и гидатофитов. Наиболее распространены *Potamogeton pectinatus, P. berchtoldii, Lemna minor, L. trisulca, Sparganium hyperboreum, Callitriche verna, C. hermaphroditica*. Состав флоры макрофитов определяется возрастом водоема (обогащение происходит с увеличением длительности существования озер), характером грунтов, положением в рельефе (на водоразделе или в пойме по-разному идет заселение искусственных озер). Прослежены возрастные и сукцессионные изменения видового состава макрофитов и различия в степени обилия видов в зависимости от особенностей экологической обстановки.

Флора макрофитов искусственных водоемов в районах хозяйственного освоения тундровой зоны практически не изучена. Исследования процессов заселения макрофитами различных водоемов, образовавшихся при заполнении водой всевозможных понижений грунта (траншей, канав, карьеров и т. п.), подпруженных озер и прудов, процессов формирования их состава и последующих сукцессионных изменений существенно дополнят картину становления флоры высших растений очага хозяйственного освоения, поскольку в настоящее время эти проблемы рассматриваются только на примере изучения наземной растительности (Дорогостайская, 1963, 1972; Дружинина, 1981, 1983, 1985; Матвеева, 1989). На территории Воркутинского промышленного узла, на северо-востоке европейской части СССР (г. Воркута и ее окрестности) такие водоемы — характерные элементы ландшафтов. В 1972—1982, 1986 и 1989 гг. в выбранных для многолетнего мониторинга водоемах разного типа, разных размеров и возраста проведены наблюдения над флорой высших гидро- и гидатофитов. Результаты проведенных исследований даны ниже. Видовой состав макрофитов указан в таблице.

5*

Видовой состав гидро- и гидатофитов различных водоемов урбанизированных ландшафтов г. Воркуты и ее окрестностей

Макрофиты	Старые карьеры				Подпруженные озера	Канавы	Пруд в парке г. Воркуты
	на водоразделе		в пойме р. Воркуты				
	песчано-гравийные	глинистые	песчано-гравийные	глинистые			
Sparganium hyperboreum Laest.	+	+	+	+	+	+	—
S. minimum Wallr.	—	—	+	—	+	—	—
Potamogeton pectinatus L.	+	+	+	+	+	+	—
P. berchtoldii Fieb.	+	+	+	+	+	+	—
P. alpinus Balb.	+	+	+	+	+	+	—
P. gramineus var. *graminifolius* Fries	—	—	—	—	+	—	—
P. gramineus var. *terrestris* Fries	—	—	—	—	+	—	—
Arctophila fulva (Trin.) Anders.	+	+	+	+	+	+	—
Carex concolor R. Br.	+	+	+	+	+	+	—
Lemna trisulca L.	+	+	+	+	+	+	—
L. minor L.	—	—	—	—	+	+	—
Batrachium eradicatum (Laest.) Fries	—	—	+	—	—	—	—
B. divaricatum (Schrank) Schur	—	—	+	—	—	—	—
Ranunculus gmelinii DC.	+	+	+	+	+	+	—
R. hyperboreus Rottb.	+	+	+	+	+	+	—
Callitriche verna L.	+	+	+	+	+	+	—
C. hermaphroditica L.	+	+	+	+	+	+	+
Myriophyllum spicatum L.	—	—	+	+	+	—	—
Общее число видов	11	11	15	13	16	12	1

На территории г. Воркуты, прилегающих поселков и в освоенной тундре вокруг населенных пунктов наиболее распространены 3 типа искусственных местообитаний гидро- и гидатофитов: 1) подпруженные озера; 2) канавы вдоль дорог, насыпей и т. д.; 3) старые карьеры и всевозможные ямы, заполненные водой.

Нами обследовано 36 подпруженных озер, образовавшихся в результате зарегулирования естественного стока в неровностях рельефа при прокладке транспортных коммуникаций (шоссе, грунтовых дорог, железнодорожного полотна и насыпей трубопроводов); в них выявлено 15 видов гидро- и гидатофитов. Некоторые подпруженные озера слабопроточные, а большая их часть — бессточные. Как правило, длина таких водоемов варьирует от 10 до 350, ширина — от 5 до 80—90, глубина — 0.5—3.8 м. Донные грунты в подпруженных озерах представлены метаморфизированными естественными тундровыми почвами (торфами, суглинками и т. д.), залитыми водой. В наиболее глубокой части подпруженных озер (перед насыпями) в донных отложениях присутствуют шлак, пустая порода, щебень и другие материалы, из которых сложены насыпи.

Для подобных озер характерны однообразие состава и сходные закономерности формирования зарослей макрофитов. Сукцессионные изменения флоры макрофитов выявлены при сопоставлении разновозрастных озер. Заселение таких искусственных местообитаний высшими водными растениями начинается на 2—3-й год. В прибрежье, от уреза воды до глубины 0.1—0.2 м, по периметру подпруженных озер появляются единичные растения *Ranunculus gmelinii, R. hyperboreus, Sparganium hyperboreum, Carex concolor, Arctophila fulva, Callitriche verna*; зарослей они не образуют. Через 3—4 года после образования подпруженных озер отмечено появление характерных для водоемов зоны хозяйственного освоения и обычных в мелких озерах востока Большеземельской тундры рдестов — *Potamogeton pectinatus, P. alpinus* и *P. berchtoldii.* В подпруженных озерах 7—10-летнего возраста уже выделяются 2 пояса макрофитов — прибрежный, состоящий из сильно разросшихся здесь *Sparganium hyperboreum, Carex concolor, Arctophila fulva, Callitriche* sp., среди которых обычны *Lemna trisulca* и *L. minor* с небольшой примесью *Potamogeton pectinatus* и *P. berchtoldii* (глуб. 0.1—0.4 м, шир. зарослей 0.5—3.0 м); и расположенный на бóльших глубинах (0.3—1.2 м) пояс из рдестов *P. pectinatus, P. berchtoldii* (оба вида доминируют) и *P. alpinus* и ряски *Lemna trisulca.* Такой же характер флоры и разрастаний гидро- и гидатофитов сохраняется и в подпруженных озерах большего возраста (более 20—30 лет); отличие последних состоит лишь в большей густоте и ширине полосы прибрежного пояса (до 10—15 м от уреза воды) и заселении рдестами и *L. trisulca* максимальных в этих водоемах глубин. Некоторые наиболее обширные по площади подпруженные озера близ населенных пунктов (например, в окр. поселков Воргашор, Строительный, Промышленный и др.) используются в рекреационных целях; в этом случае мелководья (глуб. 0.2—1.0 м) нередко засыпаются песком, и здесь образуются пляжи. Это способствует появлению на насыпных песчаных грунтах мощных зарослей *Myriophyllum spicatum* с обычными в мелководных озерах рдестами.

В некоторых подпруженных озерах (например, близ пос. Промышленного), расположенных вдоль шоссе (по которому идет перевозка сена, сырой травы) и на территории выпаса скота отмечен занос нехарактерных для водораздельных водоемов гидро- и гидатофитов *Sparganium minimum* и *Potamogeton gramineus* (последний представлен двумя формами — *P. gramineus* var. *terrestris* и *P. gramineus* var. *graminifolius*). *Potamogeton gramineus* var. *terrestris* и *Sparganium minimum* — характерные компоненты прибрежного пояса макрофитов (сырые берега и водная толща глуб. 0.1—0.25 м), а *P. gramineus* var. *graminifolius* заселяет большие глубины (0.3—1.5 м) в таких озерах.

Среди подпруженных озер особо выделяются сильно загрязненные бытовыми отходами и стоками, навозом и удобрениями водоемы на окраинах поселков, вдоль шоссе, трасс теплосети и трубопроводов, железной дороги, на территориях зон выпаса скота, на полях и у животноводческих ферм. В таких подпруженных озерах отмечены только чистые заросли *Carex concolor*, очень редко с примесью *Sparganium hyperboreum*, а акватория занята почти сплошным покровом *Lemna minor*; на дне и в толще воды обычна *L. trisulca.* К единичным здесь относится *Potamogeton pectinatus*, причем его растения крайне угнетены.

Канавы вдоль насыпей железных дорог, трасс трубопроводов и теплосети и по окраинам поселков (всего было обследовано 28 км всевозможных канав, см. таблицу) мало различаются по составу флоры высших водных растений. В пределах обследованной территории канавы бессточные либо слабопроточные; глубина в них — 0.1—1.3 м; грунты — суглинки с галькой, песком, камнями, шлаком и бытовым мусором. В подобных искусственных местообитаниях макрофитов по частоте встречаемости и обилию преобладают *Sparganium hyperboreum, Potamogeton pectinatus, P. berchtoldii, Callitriche* sp., *Carex concolor, Lemna minor* и *Lemna trisulca.*

Заселение таких местообитаний гидро- и гидатофитами начинается на 2-й год появлением *Callitriche verna* (или *C. hermaphroditica*), *Lemna minor, Ranunculus gmelinii, R. hyperboreus.* На 3—5-й год канавы уже сильно зарастают *Sparganium hyperboreum, Lemna trisulca, Carex concolor* и появляются немногочисленные рдесты, обычные в мелких тундровых озерах (см. таблицу). Для более старых канав (возраст более 15—20 лет) характерно образование в прибрежье и по берегу узкой полосы зарослей из *C. concolor* и *Sparganium hyperboreum*, а на глуб. 0.2—1.3 м — зарослей из *S. hyperboreum*, рдестов и обоих видов рясок.

Различные залитые водой карьеры (всего обследовано 36 таких водоемов) относятся к очень характерным элементам урбанизированного ландшафта г. Воркуты и ее окрестностей. Для всей группы подобных искусственных местообитаний макрофитов в целом характерен крайне разнообразный состав последних, а с другой стороны, — резкие различия набора гидро- и гидатофитов в зависимости от положения карьеров в рельефе (см. таблицу). Никаких гидро- и гидатофитов не обнаружено в залитых водой старых известняковых карьерах в монолитных образованиях известняка в пойме р. Воркуты, близ Воркутинского цементного завода (глуб. 3.5—6 м). Отсутствие здесь макрофитов, видимо, связано с полным отсутствием донных отложений, большей глубиной и щелочной реакцией среды.

По составу макрофитов и характеру их зарослей резко различаются заполненные водой карьеры на водораздельных участках ландшафтов и в пойме р. Воркуты. Старые заполненные водой песчано-гравийные и глинистые карьеры на водораздельных участках в зоне хозяйственного освоения характеризуются относительно бедным составом, крайне небольшими по площади зарослями гидро- и гидатофитов и длительным периодом заселения ими биотопов. В заброшенных песчано-гравийных и глинистых карьерах с водой (глуб. 0.3—0.9, дл. 10—200, шир. 5—50 м) лишь на 10—20-м году характерно формирование редких зарослей из *Arctophila fulva, Carex concolor,* образующих куртины по 2—10 м^2 на глубине 0.2—0.7 м (прибрежного пояса здесь они не образуют) и разрастаний рдестов *Potamogeton pectinatus* и *P. berchtoldii* на всех глубинах небольшими по площади группами (1.5—3.0 м^2). Для *Sparganium hyperboreum* характерно произрастание единичными растениями на глубинах 0.1—0.35 м, при этом ежеголовник не образует ни зарослей, ни куртин, как в других мелких водоемах. Вдоль уреза воды, по самому берегу, и на глубине до 0.1—0.15 м отмечены *Ranunculus hyperboreus, R. gmelinii, Callitriche verna, C. hermaphroditica.*

При рассмотрении ретроспективы процесса заселения таких местообитаний макрофитами надо заметить, что самые первые из них появляются только на 3—4-й год (*Ranunculus gmelinii, R. hyperboreus, Callitriche* sp., *Carex concolor*); лишь к 5—7-му году отмечены *Arctophila fulva*, рдесты *Potamogeton pectinatus* и *P. berchtoldii.*

Крайний вариант обедненной флоры макрофитов выявлен в старых песчано-гравийных карьерах с водой (возраст — более 40 лет, глубина воды — 0.2—0.8 м, грунт — глина с песком и галькой) на 1-й надпойменной террасе р. Воркуты на правом берегу близ ст. Хановей (в 2—2.5 км от станции ниже по течению реки). Здесь отмечено всего 3 вида макрофитов — *Potamogeton alpinus, Callitriche verna* и *Batrachium eradicatum*, произрастающих отдельными растениями и небольшими изолированными куртинами (площадь последних 0.1—0.3 м^2) по всему дну. Видимо, есть две основные причины столь бедной флоры макрофитов в данном случае. Подобные водоемы расположены среди обширных массивов бугристых торфяников, где распространены только термокарстовые озера и водоемы в западинах среди суглинков с обедненным набором макрофитов — *Potamogeton alpinus, P. berchtoldii, Sparganium hyperboreum, Lemna trisulca.* Потенциально лишь эти виды могут заселять обследованные озера в старых песчано-гравийных карьерах, находящиеся поблизости от перечисленных биотопов. Вселение в такие озера макрофитов из близко расположенных пойменных местообитаний (пойменные озера и старицы р. Воркуты, удаленные от карьеров всего на 0.5—0.8 км), вероятно, невозможно, поскольку обследованные биотопы в старых песчано-гравийных карьерах находятся за пределами поймы, вне зоны разлива паводковых речных вод. Видимо, играет определенную роль и такой ограничивающий фактор, как низкое значение pH воды в карьерах, поскольку она поступает из водоемов на торфяниках и в западинах (pH воды в них не более 4.6—5.9).

Относительное разнообразие флоры макрофитов отмечено в старых карьерах в заливаемой во время весеннего паводка пойме р. Воркуты (размеры: дл. 5—300; шир. 3—20; глуб. 0.2—1.5 м). Обследованы карьеры, имеющие возраст 40—50 лет и более, в пределах всего Воркутинского промышленного района. Для подобных водоемов характерны сплошной покров гидро- и гидатофитов по всему дну, заросли вдоль берегов и разрастания *Lemna trisulca* в толще воды.

В старых песчано-гравийных карьерах прибрежные заросли образованы *Sparganium hyperboreum*, *Carex concolor* и *Arctophila fulva* с *Lemna trisulca*, рдестами (*Potamogeton alpinus*, *P. berchtoldii*, *P. pectinatus*), шелковниками (*Batrachium eradicatum* и *B. divaricatum*), *Myriophyllum spicatum*; они простираются полосой от 0.5 до 3 м шир. по периметру водоемов. *Arctophila fulva* распространен полосой до 1.0—1.2 м, нередко образуя разрастания по всей акватории водоемов. Центральная зона водоемов (глуб. более 0.4—0.6 м), кроме *A. fulva*, занята *Myriophyllum spicatum*, *Lemna trisulca*, *Batrachium eradicatum*, *B. divaricatum*.

В старых глинистых карьерах в пойме р. Воркуты состав флоры несколько иной — здесь нет *Carex concolor* и прибрежного пояса вдоль уреза воды на глуб. 0.1—0.4 м; из макрофитов с подводными частями растений встречается только *Arctophila fulva*, разрастающийся по всей акватории в виде разреженных зарослей. Вдоль уреза воды и в прибрежье (до глуб. 1.0—0.15 м) встречаются *Ranunculus gmelinii*, *R. hyperboreus*, *Callitriche verna* и *Batrachium* sp.; глубже идут три вида рдестов (*Potamogeton alpinus*, *P. pectinatus* и *P. berchtoldii*), *Batrachium* sp., *Callitriche hermaphroditica* и *Myriophyllum spicatum*, причем доминируют здесь в одних случаях *Batrachium* sp. и *Myriophillum spicatum* (рдесты крайне угнетены), а в других — только рдесты и *M. spicatum* (*Batrachium* sp. угнетен). Разнообразие флоры этих карьеров, видимо, определяется заносом сюда паводковыми водами плодов и вегетативных частей растений из естественных старичных озер долины р. Воркуты, характеризующихся наиболее богатым составом макрофитов для территории Воркутинского промышленного района (Вехов, 1984, 1987; Вехов и др., 1986).

Самый бедный видовой состав гидро- и гидатофитов отмечен в пруду (глуб. 2.5—4 м), в парке отдыха г. Воркуты: здесь произрастает только один вид — *Callitriche hermaphroditica*. Отсутствие других высших водных растений, видимо, связано с тем, что этот пруд регулярно вычищается, а вода спускается; кроме того, весь грунт на дне — насыпной (шлак, пустая порода, щебень).

Представленный материал существенно дополняет сведения о составе флоры и закономерностях ее формирования в урбанизированных ландшафтах Воркуты и ее окрестностей (Дружинина, Мяло, 1990). Из полученных данных следует, что по аналогии с сообществами наземных цветковых растений (Дорогостайская, 1963, 1972; Дружинина, 1981, 1983, 1985), мохообразных (Железнова, 1982; Мартыненко и др., 1983) и пресноводных водорослей (Гецен, 1983, 1985) основу флоры гидро- и гидатофитов составляют плюризональные формы, виды бореального комплекса, которые в ненарушенных ландшафтах занимают подчиненное место; они первыми появляются при заселении вновь образовавшихся искусственных местообитаний макрофитов. Здесь же обнаружены редкие, несвойственные для водораздельных местообитаний и южных тундр и заносные виды из других природных зон. Для искусственных местообитаний макрофитов в урбанизированном ландшафте Воркуты и ее окрестностей характерна смена доминирующих видов, что четко прослежено на примере разновозрастных карьеров и подпруженных озер.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вехов Н. В. Высшие водные растения северо-востока европейской части СССР и проблема их охраны. М., 1984. 24 с. Деп. в ВИНИТИ 9.04.89, № 2115—84. — *Вехов Н. В.* Высшие водные и околоводные растения севера и северо-востока европейской части СССР // Флора Севера и растительные ресурсы европейской части СССР. (Тез. докл. науч. сессии, посвященной 50-летию издания книги И. А. Перфильева «Флора Северного края»). Архангельск: ГО СССР, 1987. С. 14—17. — *Вехов Н. В., Кулиев А. Н., Морозов В. В.* Новые и редкие виды высших водных и околоводных растений на востоке Большеземельской тундры // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 12. С. 1619—1620. — *Гецен М. В.* Споровые растения в экосистемах Крайнего Севера // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 1. С. 10—20. — *Гецен М. В.* Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. Л.: Наука, 1985. 165 с. — *Дорогостайская Е. В.* Опыт характеристики рудеральной и сорной растительности города Воркуты и его окрестностей // Бот. журн. 1963. Т. 48, № 7. С. 1015—1021. — *Дорогостайская Е. В.* Сорные растения Крайнего Севера. Л.: Наука, 1972. 172 с. — *Дружинина О. А.* Некоторые особенности антропофильной флоры производных сообществ района Воркутинского промышленного комплекса // Влияние антропогенных факторов на природу тундр. М., ВНИИ охраны природы и заповедного дела МСХ СССР, 1981. С. 28—40. — *Дружинина О. А.* Антропогенная динамика растительного покрова в районах интенсивного освоения Субарктики: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. М., 1983. 25 с. — *Дружинина О. А.* Динамика растительности в районах интенсивного освоения Крайнего Севера // Сообщества Крайнего Севера и человек. М.: Наука, 1985. С. 201—234. — *Дружинина О. А., Мяло Е. Г.* Охрана растительного покрова Крайнего Севера: проблемы и перспективы. М.: Агропромиздат, 1990. 176 с. — *Железнова Г. В.* Бриофлора юго-восточной части Большеземельской тундры // Споровые растения тундровых биоценозов. Сыктывкар: Коми филиал АН СССР, 1982. С. 95—109. — *Мартыненко В. А., Улле З. Г., Железнова Г. В.* Систематический и географический анализ флоры таежной зоны северо-востока европейской части СССР // VII Делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества (Донецк, 11—14 мая 1983 г.): Тез. докл. Л.: Изд-во АН СССР, 1983. С. 51. — *Матвеева Н. В.* Общие тенденции антропогенных изменений растительности тундровой зоны // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 3. С. 426—431.

ВНИИ охраны природы и заповедного дела
Госкомприроды СССР
Москва, Знаменское-Садки

Получено 7 XII 1990

УДК 581.9:582.259

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 10

Г. Г. Жиляев

ОНТОМОРФОГЕНЕЗ И СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ *PETASITES HYBRIDUS* (*ASTERACEAE*) В КАРПАТАХ

G. G. ZHILYAYEV. THE ONTOMORPHOGENESIS AND SEASONAL DEVELOPMENT OF *PETASITES HYBRIDUS (ASTERACEAE)* IN THE CARPATHIANS

Описана биоморфология и возрастные состояния белокопытника гибридного *Petasites hybridus* в Карпатах. Приведены сведения об особенностях сезонного развития этого вида на высотном профиле 500—1400 м над ур. м. Полученные данные о возможных дистанциях переноса пыльцы и семян позволяют сделать заключение о высокой степени межпопуляционной изоляции этого вида, которая нарушается лишь в континуальных популяциях.

Онтоморфогенез и сезонное развитие белокопытника гибридного *Petasites hybridus* (L.) Gaertn., Mey. et Scherb. изучены нами в 1985—1990 гг. по долине р. Прут в пределах северного макросклона Черногорского хр. Карпат на высотном профиле 500—1400 м над ур. м. Этот вид имеет среднеевропейско-азиатский тип ареала (Флора СССР, 1961; Флора УССР, 1962) и относится к неморальному элементу флоры. В Карпатах *P. hybridus* обычен, в мезофильных условиях образует либо рассеянные, территориально обособленные группировки, например в поясе еловых лесов (1000—1400 м над ур. м.), либо — в предгорных широколиственных лесах до высот 1000 м — сложные монодоминантные линейные популяции, зачастую расположенные в непосредственной близости от постоянных водных артерий.

Сбор материала проведен по стандартной методике (Работнов, 1950, 1960; Бейдеман, 1960; Серебряков, 1964; Серебрякова, 1971; Борисова, 1972; Клейн, Клейн, 1974; Смирнова, 1976).

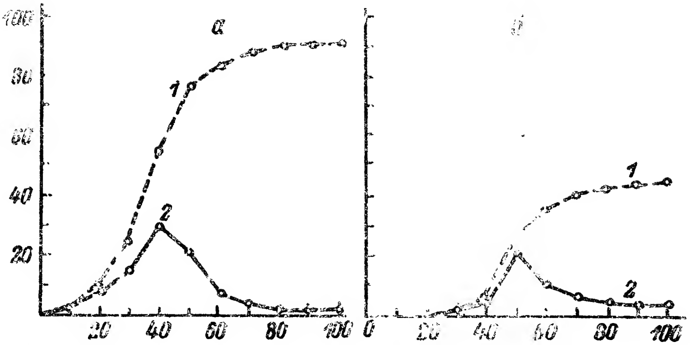
P. hybridus — многолетнее травянистое длиннокорневищное поликарпическое функционально раздельнополое растение сем. *Asteraceae*. Взрослую особь отличает длинное (1—3 м), толстое (2—6 см) извилистое корневище с характерными утолщениями — узлами. Листовая пластинка, достигающая более 70 см шир., снизу слабо опушенная. Черешки покрыты короткими негустыми волосками. В момент полного развития *P. hybridus* достигает более 1 м выс. Цветоносные стебли толстые (2—7 см) диам. полые, ребристые, 80—140 см выс. у женских, 40—60 см — у мужских особей. Кончики листьев характерного красно-бурого цвета. У женских особей сложное колосовидное соцветие включает 55—70 простых соцветий (корзинок), каждая из которых образована из 40—70 тонких трубчатых розоватых цветков. Мужское соцветие имеет 30—50 корзинок по 35—40 цветков в каждой. В мужском соцветии корзинки сидят на коротких ножках, вследствие чего оно имеет более собранный, компактный вид. В центре каждой корзинки у женских соцветий размещены 1—3 трубчатых тычиночных цветка, не продуцирующих пыльцы. Мужские соцветия состоят из функционально однополых цветков с редуцированной завязью. Семена цилиндрической формы 3—4 мм дл., хорошо приспособлены к анемохории благодаря наличию тонких длинных (5—7 см) белых волосков.

По характеру пространственного размещения фитомассы этот вид можно отнести к явнополицентрической биоморфе (Смирнова, 1976), которая может в некоторых случаях становиться неявнополицентрической и даже моноцентрической.

В большом жизненном цикле *P. hybridus* выделяются латентный, виргинильный, генеративный и постгенеративный (сенильный) этапы.

Латентный этап

Семена не имеют четко выраженного периода покоя и в полевых условиях способны прорастать сразу же после созревания. При оптимальной температуре 12—15 °С всхожесть приобретает «взрывной» характер, и на 30—40-й день прорастают более 55% семян. При сухом хранении всхожесть семян снижается до 40—45% после года и до 5% после двух лет. Это является одной из причин незначительного почвенного банка семян в популяциях *P. hybridus* и практически прямой зависимости характера семенного возобновления от урожая семян в текущем и в меньшей степени предыдущем году. Кривые динамики и интенсивности полевого прорастания свежесобранных семян и семян 2-го года хранения резко отличаются (см. рисунок). У первых они имеют более крутой подъем на 25—40-й день, а у вторых этот пик ниже и смещен на 45—50-й день. Однако при более тщательной оценке кривых нетрудно заметить, что ход этого процесса у семян 2-го года хранения практически в точности повторяет картину прорастания свежесобранных семян, начиная с 40—50-го дня. С учетом того, что и общая всхожесть старых семян оказывается ниже на 40—50%, напрашивается вывод о полной потере всхожести главным образом семенами, способными к быстрому (до 40 дней) прорастанию. Зародыш хорошо развит и дифференцирован на семядоли, гипокотиль и корешок.



Интенсивность (*1*) и динамика (*2*) полевой всхожести семян *Petasites hybridus*.

а — свежесобранные семена; *б* — семена 2-го года хранения. По оси абсцисс — длительность прорастания, дни; по оси ординат — число проросших семян, %.

Виргинильный этап

Всходы. Как и для других видов этого рода, *P. hybridus* свойственно подземное прорастание семян, при котором семядоли выносятся над поверхностью почвы на 1—2 см. Первые проростки появляются через 17—20 дней после обсеменения в конце июля—начале сентября (в зависимости от высоты над уровнем моря), а последние — в середине мая—июля следующего года. К этому моменту прорастает 80—95% всех семян урожая предыдущего года.

Два семядольных листка всходов эллиптической формы, сужены у основания в короткий черешок. У полуторамесячных всходов семядоли 2—3 мм диам. При прорастании гипокотиль и корешок, на котором со временем образуются корневые волоски, начинают развиваться одновременно. В этом состоянии растения остаются недолго, и большая часть всходов до зимы переходит в ювенильную стадию.

Ювенильные растения. Характеризуются появлением ассимилирующего округлого, по краю зубчатого листка ювенильного типа. Семядольные листки частично отмирают или сохраняются еще некоторое время. Развитие ювенильного листка начинается из терминальной почки между семядолями. Надземная часть ювенильной особи достигает 1.5—2.5 см. Длина гипокотиля 8—10 мм, корня 20—25 мм. Главный корень матово-белого цвета с молодыми придаточными корнями. Продолжительность ювенильного периода 2—15 мес.

Имматурные растения. С переходом растений в это состояние происходят существенные изменения их биоморфоструктуры. В большинстве случаев имматурное состояние достигается в конце 2-го года от момента прорастания. Продолжительность стадии варьирует достаточно широко — от 2—3 мес до 2—5 лет. Имматурные растения теряют не только семядольные, но и ювенильный листок, вместо которых формируются 2—4 типичных листа, отличающихся от взрослых лишь меньшими размерами. Подземная побеговая ось утолщается до 1—5 мм. Главный корень приобретает четкую ортотропность и проникает вниз на глубину 3—7 см. Из пазушных почек первичного моноподиального побега развиваются вторичные плагиотропные корневища. Высота имматурных особей над поверхностью почвы составляет 5—15 см.

Виргинильные растения. Этого возрастного состояния *P. hybridus* достигает, как правило, на 2—3-й год, когда вторичные корневища из плагиотропного переходят в ортотропное положение, а из верхней почки возникает парциальный розеточный побег.

В целом виргинильная особь представлена компактным клоном неявнополицентрического или моноцентрического типа, состоящим из первичного розеточного куста и 2—3 парциальных. На парциальных розеточных побегах развиваются добавочные корни. Листья взрослого типа по размерам варьируют от 10—15 до 40—45 см в поперечнике. Черешки листьев округло-ребристые. Высота особи зачастую не превышает 40—50 см. В виргинильном состоянии отмечается дальнейшее развитие побеговой системы, одревеснение базальной части стебля и увеличение размеров корневой системы. Диаметр вертикального одноглавого каудекса — 2—5 см. Его основная часть образована верхней частью гипокотиля. Здесь закладываются добавочные почки. Абсолютный возраст составляет 3—7 лет. На виргинильном этапе развития уже хорошо проявляются различия в формировании жизненной формы *P. hybridus*, которые усиливаются в онтогенезе.

Генеративный этап

Молодые генеративные растения. Характеризуются многопобеговой системой, сформированной путем симподиального нарастания подземных корневищ. По общему облику растение представляет собой компактный клон диам. 25—30 см, состоящий из 3—8 точек укоренения (парциальных кустов) и с явной тенденцией к центробежному разрастанию. Моноподиальный тип роста изменяется на симподиальный. Парциальные кусты в молодом генеративном состоянии отличаются одним генеративным побегом высотой до 50 см у мужских и 90—100 см у женских особей. Соцветия типичной формы. Их зависимость от пола описана выше. У растения образуются 5—6 листьев взрослого типа 50—60 см диам., красновато-бурых по краю. Толщина полого цветоносного побега 2—6 см. Черешки листьев ребристые, тоже полые, 2—3 см диам. Поврежденное растение имеет сильный характерный запах. Цветоносные побеги, черешки листьев, как и края листьев, — красно-бурые. Соцветия бело-розовые или розово-красные. Вегетативное возобновление идет за счет пазушных почек на базальных частях отмерших побегов и добавочных почек в основании каудекса. Главный корень углублен в почву на 0.6—0.9 м. Абсолютный возраст составляет 3—8 лет.

Зрелые (средневозрастные) генеративные растения. Многопобеговые. Ежегодное возобновление проходит аналогично молодым генеративным особям. Большинство парциальных кустов клона формируют генеративные побеги, которые отличаются от описанных выше лишь размерами — до 130—140 см у женских и 60 см у мужских особей. В результате прогрессирующего центробежного разрастания корневищ клон приобретает явнополицентрическую структуру с 8—16 парциальными кустами и диам. 0.3—1.5 м. Репродуктивные органы развиваются не только на материнском, но и на дочерних кустах. Все побеги безрозеточного типа. Каудекс твердый, имеет 3—5 полупогруженных в почву веток, от которых отходят побеги второго порядка. В основании каудекса отсутствуют почки, сосредоточенные главным образом на базальных частях отмерших побегов предыдущих годов. У зрелых генеративных особей хорошо развиты добавочные стержневые корни, вторичные каудексы. Главный корень проникает в почву на глубину до 1.2—1.5 м. Характерной особенностью, способствующей быстрому центробежному разрастанию клона, является появление, кроме обычных подземных узловатых плагиотропных корневищ с темпами нарастания 3—6 см в год, неветвящихся, полых внутри, гладких, серо-коричневых плагиотропных подземных побегов. Темпы их нарастания существенно выше — 10—25 см в год. В ходе роста они не дают точек укоренения (парциальных кустов). На 2—4-й год эти побеги прекращают нарастание, останавливаются в развитии, дают точку укоренения и начало парциальному кусту. Дальнейшее развитие происходит по обычной схеме. Описанный тип нарастания резко отличается в разных эколого-ценотических условиях и имеет отношение к общему типу пространственного статуса этого вида в конкретных условиях. Общая продолжительность зрелого генеративного состояния составляет 6—25 лет.

Старые генеративные растения. В ходе онтоморфогенеза происходят определенные изменения биоморфоструктуры *P. hybridus*, вызванные его старением. Сокращается количество репродуктивных генеративных и вегетативных побегов. Генеративные побеги внешне напоминают побеги молодых генеративных особей. Парциальный куст состоит из 3—8 листьев, достигающих в наиболее широкой своей части 50—60 см. Процессы отмирания явно преобладают над новообразованием. Вследствие разложения отмерших побегов на каудексе появляются полости. В это же время происходит интенсивная партикуляция каудексов и клона в целом. При этом от материнской особи частично отделяются некоторые особи различных возрастных состояний вегетативного происхождения. Главный корень отмирает на глубину 50—70 см. В результате более интенсивного отмирания старых структур живые парциальные кусты сохраняются главным образом на периферии клона. Процесс центробежного разрастания перестает быть явным. Общая продолжительность этого возрастного периода — 10—25 лет.

Сенильный этап

Субсенильные растения. В этом возрастном состоянии у *P. hybridus* практически полностью прекращаются новообразования в виде репродуктивных вегетативных и генеративных побегов. Листовые пластинки по форме не изменяются, лишь уменьшаются в размерах до 20—30 см диам. Значительная (до 85%) часть надземных побегов отмирает. Вследствие прогрессирующего сенильного распада клональная структура растений сменяется парциальной, при которой утрачивается физическая и функциональная связь между парцеллами, и они продолжают свое существование в виде самостоятельных структур. Новообразований корневой системы не происходит, хотя в базальных частях отмерших побегов еще могут быть немногочисленные почки возобновления. Главный корень отмирает до глубины 15—20 см, придаточные корни размещены поверхностно. Абсолютный возраст варьирует от 1—2 до 10 лет.

Сенильные растения. В этом возрастном состоянии побегообразование прекращается окончательно. Генеративные побеги отсутствуют. Количество листьев уменьшается до 1—2, а размеры до 4—5 см диам. По форме они близки к ювенильному типу — округлые и зубчатые по краям. Сенильному состоянию присущи глубокие и необратимые разрушения каудекса и главного корня. Вследствие отмирания подземных органов корневище не имеет разветвлений и лишь в терминальной его части иногда появляются 1—2 небольших (4—5 см) побега, сходных с побегами ювенильных растений. Происходит окончательное разрушение каудекса. Главный корень отмирает до глубины 4—7 см. Продолжительность такого состояния 1—3 года.

Приведенная возрастная периодизация является обобщающей для *P. hybridus* во всем диапазоне его обитания в Карпатах. Однако вполне обычны случаи, когда вследствие поливариантности развития в конкретных популяциях изменяются как продолжительность и последовательность возрастных состояний, так и этапов онтогенеза. Подобные ситуации отмечаются как в заповедных режимах, так и в зонах интенсивного хозяйственного использования. Полный анализ вариантностей большого жизненного цикла *P. hybridus* в растительных сообществах Карпат требует специальных исследований и выходит за рамки задач этой работы.

В не меньшей степени, чем по онтогенетическому, популяции *P. hybridus* на разных гипсометрических уровнях различаются по ходу сезонного развития. По феноритмотипу *P. hybridus* относится к весенне-летне-осеннему долговегетирующему вегетативно подвижному виду с одной генерацией листьев в году (Борисова, 1972; Малышева, 1978) и префлоральным опережением в развитии (Серебряков, 1947).

Сезонная вегетация начинается в конце марта—апреля, еще под истонченным весной до 3—5 см снежным покровом. В это время из цветковых почек, сформированных в конце предыдущего года, начинается развитие генеративных побегов. За счет быстрого формирования генеративной сферы растение переходит к цветению еще до окончания роста генеративного побега, который достигает своего максимума лишь в конце цветения. Существующее (10—20%) опережение в темпах развития мужских побегов в сравнении с женскими является общим свойством, присущим *P. hybridus* во всем ареале его обитания в Карпатах. Надо отметить, что, поскольку любая популяция выступает как некая гетерогенная совокупность, в ее составе всегда наличествуют особи или группы особей с измененными сроками фенофаз.

Развитие ассимилирующих органов начинается позднее — после полного стаивания снега, а заканчивается лишь к моменту созревания плодов и отмирания мужских генеративных побегов — обыкновенно в конце мая—середине июня. Последовательность цветения в популяциях *P. hybridus* тесно связана с их расположением на высотном профиле. В среднем запаздывание составляет 2—7 дней на каждые 100 м подъема. Эта разница особенно хорошо прослеживается на первых этапах сезонного развития, а в дальнейшем становится менее отчетливой и даже полностью нивелируется к моменту созревания семян и обсеменения. Окончание вегетации характеризуется отмиранием надземной фитомассы, формированием почек возобновления, цветковых почек. На верхних гипсометрических уровнях эта фаза протекает на 15—25% (6—11 дней) быстрее и заканчивается на 7—20 дней раньше. Вследствие этого, а также более динамичного хода фенофаз (Жиляев, 1986, 1987) общий цикл сезонного развития может сокращаться до 55—60 сут. Вероятно, в этом одна из основных причин более слабого развития ассимилирующих и запасающих органов особей из таких популяций.

Различий в сроках цветения достаточно для обоснования вывода о существовании строгой вертикальной генетической изоляции *P. hybridus*. Существует, видимо, и горизонтальная изоляция, причем не только между популяциями, но и между внутрипопуляционными структурами. Этому способствует и механизм опыления, суть которого сводится к тому, что вся пыльца собирается и выносится в верхнюю сферу цветка на протекторе рыльца при росте столбика завязи через 5 сросшихся между собой пыльников. Поскольку завязи в таких цветках недоразвиты, и функционально эти цветки мужские, то после окончания цветения они отмирают. Собранная таким образом пыльца может распространяться насекомыми-опылителями либо ветром. Однако вследствие отсутствия морфологических приспособлений как к анемо-, так и к энтомофилии фактические дистанции, где вероятность опыления не падает ниже 1%, не превышают 5—7 м. Гораздо более активно протекает в популяциях апомиксис. Соотношение между апо- и амфимиксисом — величина в конкретных случаях нестабильная и не всегда закономерная, хотя всегда остающаяся в пользу апомиксиса. В районах интенсивной хозяйственной деятельности в результате усиливающейся инсуляризации популяций апомиксис может становиться единственным путем семенного размножения.

Семена *P. hybridus* имеют длинные тонкие волоски и приспособлены к анемохории. Но, как показали наши исследования, свыше 93% семян оседает в радиусе до 15 м от материнского растения. На основании сведений о характере опыления и обсеменения можно заключить, что генетический обмен проходит главным образом на локальном уровне — внутри популяций, а их изоляция должна рассматриваться как достаточно стабильная, хотя и не абсолютная. Возможно, что степень изоляции несколько ниже у прибрежных популяций линейного типа (Малиновский, 1986; Малиновский и др., 1988) в период обсеменения, когда проходит достаточно активный транспорт семян на значительные (0.5—2.0 км) дистанции. Однако, во-первых, трудно говорить о приживаемости и дальнейшей судьбе таких семян, а во-вторых, транспорт проходит строго по вектору — сверху—вниз. Потому и в этом случае кажется логичным вывод, что генетические взаимодействия популяций носят проблематичный характер, хотя в целом гидрохория *P. hybridus* остается несравненно более детерминированным и стабильным процессом, чем иные способы транспорта семян. Именно этим предопределяется пространственная и временная континуальность его береговых популяций.

После обсеменения растение остается в вегетативном состоянии до ухода под снег. В этот период продолжается рост подземных плагиотропных побегов, формирование почек возобновления и цветковых почек. С первыми заморозками в середине—конце сентября начинается интенсивное, на протяжении 7—10 дней, отмирание надземной части, после чего растение переходит в состояние неглубокого органического покоя. Почки возобновления зимуют на уровне почвы, либо в подстилке.

Проведенный анализ онтоморфогенетического и сезонного развития *P. hybridus* позволяет выделить у него 10 состояний, соответствующих 4 этапам большого жизненного цикла. Приведенные критерии возрастных состояний могут использоваться при различных онтогенетических и популяционных исследованиях.

Можно заключить, что особенности опыления и способы передачи генетического материала способствуют созданию популяционных и внутрипопуляционных группировок, в которых происходит регулярный и стабильный его обмен. Хозяйственная деятельность, ведущая к инсуляризации единых прежде местообитаний, зачастую усиливает изоляцию составляющих популяцию особей. Пространственный характер популяций в значительной мере определяется сечением и надежностью каналов, по которым осуществляется передача генетического материала.

Антропогенные воздействия не изменяют морфогенетических характеристик и сезонного развития *P. hybridus*, но могут отражаться на самом ходе онтогенеза, зачастую вызывая его упрощение на генеративном этапе, раскоррелированность процессов семенного и вегетативного возобновления.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бейдеман И. Н. Изучение фенологии растений // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 2. С. 333—336. — *Борисова И. В.* Сезонная динамика растительного покрова // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1972. Т. 4. С. 5—94. — *Жиляев Г. Г.* Фенологическая неоднородность *Soldanella hungarica* (*Primulaceae*) в растительных сообществах Черногоры // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 8. С. 1097—1102. — *Жиляев Г. Г.* Сезонное развитие популяций *Homogyne alpina* (L.) Cass. в зависимости от эколого-фитоценотических условий // Укр. ботан. журн. 1987. Т. 44. № 2. С. 13—16. — *Клейн Р. М., Клейн Д. М.* Методы исследования растений. М.: Колос, 1974. 526 с. — *Малиновский К. А.* Популяционная биология растений: ее цели, задачи и методы // Укр. ботан. журн. 1986. Т. 43, № 4. С. 5—12. — *Малиновский К. А., Царик И. В., Жиляев Г. Г.* О границах природных популяций растений // Журн. общ. биол. 1988. Т. 44, № 1. С. 46—58. — *Малышева Г. С.* Феноритмотипы растений горных лесов южного склона северо-западного Кавказа // Бот. журн. 1978. Т. 63, № 10. С. 1406—1408. — *Работнов Т. А.* Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. М.: Наука, 1950. Т. 1. С. 465—483. — *Работнов Т. А.* Методы определения возраста и длительности жизни травянистых растений // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 2. С. 249—278. — *Серебряков И. Г.* О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов // Вестн. МГУ. 1947. № 6. С. 75—108. — *Серебряков И. Г.* Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964. Т. 3. С. 146—205. — *Серебрякова Т. И.* Типы большого жизненного цикла и структура наземных побегов у цветковых растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1971. Т. 76, вып. 1. С. 105—119. — *Смирнова О. В.* Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций различных биоморф // Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976. С. 72—80. — *Флора* СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1961. Т. 26. 939 с. — *Флора* УССР. Киев. Изд-во АН УССР, 1962. Т. 2. 583 с.

Львовское отделение Института ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР

Получено 18 XII 1990

УДК 582.998(571.6)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 10

Д. Д. Басаргин

НЕПРЕРЫВНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАРПОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ РОДА *SAUSSUREA* (*ASTERACEAE*) В ОТРОГАХ МАЛОГО ХИНГАНА (ХАБАРОВСКИЙ КРАЙ)

D. D. BASARGIN. THE CONTINOUS VARIABILITY OF CARPOLOGICAL FEATURES IN POPULATIONS OF THE SPECIES OF THE GENUS *SAUSSUREA* (*ASTERACEAE*) IN SPURS OF THE MALYI KHINGAN (THE KHABAROVSK REGION)

Приводятся и обсуждаются фактические данные исследования непрерывной изменчивости карпологических признаков популяций 4 видов рода *Saussurea* (*S. amurensis*, *S. odontolepis*, *S. pulchella*, *S. splendida*) в отрогах Малого Хингана на территории Хабаровского края. Результаты сравнительного изучения мер сходства и разнообразия популяций по полиморфным признакам (дескрипторам) показали, что рассматриваемая группа соссюрей характеризуется специфическими чертами изменчивости количественных признаков растений. Аналитическая оценка параметров репрезентативных выборок позволила в какой-то степени определить фенотипический состав популяций по изучаемым признакам-маркерам полигенной природы. Морфометрические данные о варьировании линейных размеров семянок и внутренних щетинок хохолков (паппусов) в связи с другими признаками интерпретируются в аспекте проблематики таксономической дифференциации представителей рода.

Исследования непрерывной изменчивости карпологических признаков дальневосточных видов рода *Saussurea* DC. открывают новые возможности в анализе параметров их таксономической дифференциации на современном этапе эволюции (Басаргин, 1988а, б, 1989). Практика исследований показала, что у соссюрей качественные признаки морфокарпоструктур как таксономические маркеры при их нечеткой дискретности являются нередко «малоудобными» и даже неэффективными операциональными элементами в сравнительных оценках не только близкородственных видов. Об этом прямо или косвенно можно судить по содержанию работ некоторых авторов (Липшиц, 1960, 1962, 1979; Ohwi, 1965; Поляков, 1967; Ворошилов, 1982). Несомненно, в изучении популяционно-таксономического разнообразия растений приоритет принадлежит комплексному анализу их качественно-количественных признаков. Но в свете данной целевой постановки вопроса важно отдать наибольшее предпочтение специальному анализу количественной (непрерывной) изменчивости карпоструктур соссюрей. С этой целью в настоящей работе поставлена задача — продолжить поиски подходов к пониманию диверсификации некоторых видов рода *Saussurea* южной части советского Дальнего Востока (СДВ). По замыслу работы предварительно были выдвинуты 2 обязательных условия: 1) популяции видов в обследуемых районах должны в какой-то степени соприкасаться, 2) в местах соприкосновения (локальной симпатрии) популяций должно быть максимальное число видов. Выполнение этих условий стало возможным, когда был найден соответствующий «испытательный полигон» — уникальный географический район, в пределах которого находятся отроги Малого Хингана в Хабаровском крае. Мотивация 1-го условия состоит в том, что в аналитической работе весьма важно исследовать такую эталонную модель, в которой бы учитывалось влияние некоторых естественных факторов (например, сингамеония, конвергенция признаков экотопов, эндемизм и другие явления). Выполнение 2-го условия определилось тем, что на обследуемой части региона нам не удалось найти участки, где бы в полосе «стыковки» популяций встречалось более 4 видов.

Каждая популяция как некая репрезентативная часть видового паттерна является носителем информации об единой для вида эпигенетической структуре (Васильев, 1988). Хорошо известно, что ландшафтно-экологическая изменчивость концентрации фенов в популяциях растений накладывает свою печать на облик этих популяций (Углов, 1982), но не выходит за видовые пределы, ограниченные генетическими запретами. Поэтому фенотип каждой отдельной популяции представляет собой вероятностную копию общей для вида эпигенетической модели. Географическая изменчивость видов в районах тесного соприкосновения их популяций, вероятнее всего, приближается к некоей экологической черте «уравнивания» своих параметров (Новоженов, 1982), поэтому будет рациональным сравнение популяций видов, контактирующих у этой черты. Если исходить из общих представлений о том, что каждый таксон — уникальное явление, то, следовательно, все или какая-то часть пороговых признаков (качественных, количественных, комплексных качественно-количественных) каждого вида как генофенетической системы должны быть уникальными в линейном и нелинейном измерениях. Эта логическая посылка является единственной определяющей исходной методологической позицией в популяционно-таксономических исследованиях, учитывая, что количественные признаки имеют полигенную природу.

Материал и методика

Объекты исследования. I. Subgen. *Saussurea*, sect. *Saussurea*: 1 — *S. amurensis* Turcz. (subsect. *Saussurea*), 2 — *S. odontolepis* (Herd.) Sch. Bip. ex Maxim. (subsect. *Odontolepis* Kitam.), 3 — *S. splendida* Kom. (subsect. *Cordifoliae* Lipsch.). II. Subgen. *Theodorea* (Cass.). Lipsch.: 4 — *S. pulchella* (Fisch.) Fisch. (sect. *Theodorea,* subsect. *Theodorea-vera* Kitam., ser. *Pulchellae* Lipsch.).

Ареалы названных выше видов на советской части Дальнего Востока охватывают следующие районы: *S. amurensis, S. pulchella* — Приморье, Приамурье, о-в Сахалин; *S. odontolepis* — Приморье, южные районы Амурской области и Хабаровского края; *S. splendida* — узкий эндемик, гербарные материалы по этому виду известны пока из нескольких пунктов в пределах Сутарского хребта и отрогов Малого Хингана (Хабаровский край).

Район обследования охватывает территорию между станциями Транссибирской магистрали Облучье—Будукан Хабаровского края. Наибольшая численность «стыкующихся» популяций исследуемых видов наблюдается в пределах биракансtotеплоозерского массива отрогов Малого Хингана на левобережной стороне р. Бира. Полевые наблюдения и сбор материалов (гербарий, зрелые семянки-летучки) проведены в 1986—1989 гг. Семянки собраны в 3-кратной повторности. Линейные размеры A—P-морф (A — семянки, P — внутренние щетинки паппусов или хохолков) определяли по стандартной методической схеме. Составление статистических выборок (объем $N = 500$ семянок с хохолками) и построение соответствующих $A \times P$-матриц выполнены по единому плану эксперимента методом случайных (рэндомизированных) блоков и ранжирования членов статистических совокупностей. Фактически конкретным объектом анализа является 4-элементный дескриптор D [A, P, $A:P$, $A \leftrightarrow P$], где A и P — признаки с p—q-частотами, $A:P$ — соотношения пределов варьирования, $A \leftrightarrow P$ — функционал (m-морфы — члены статистических распределений, 2 переменные величины A и P имеют показатели частот при ширине разрядов $\Delta A = 1$ и $\Delta P = 1$ мм во всех выборках). Обработка массивов данных выполнена методами определения показателей популяционной изменчивости по полиморфным признакам (Животовский, 1979, 1980, 1982; Басаргин, 1988а, б, 1989). Формулы для нахождения мер разнообразия морф и мер сходства популяций, а также формулы соответствующих статистических (выборочных) ошибок приведены в цитированных выше работах. Некоторые идеи и принципиальные методические подходы заимствованы из работ и других авторов (Магомедмирзаев, 1976, 1977; Гинзбург, 1984; Силис и др., 1988). Наблюдения (биомониторинг) in situ, проведенные в полустационарных условиях, подкреплены также данными изучения гербарных материалов (LE, MHA, NS, VLA). В тексте использована терминология, применяемая в названных литературных источниках. Иллюстративный материал отражает обобщенные данные об эмпирических выборках.

Результаты и их обсуждение

Вопросы таксономической дифференциации соссюрей связаны с известными затруднениями общетеоретического и методологического характеров (Липшиц, 1979). Ранее затрагивалась в основном проблематика интерпретационной оценки изменчивости качественных (дискретных) признаков представителей рода *Saussurea*. Вопрос же о количественных (непрерывных) признаках растений этого рода до наших исследований никем не поднимался. Определился, так сказать, односторонний подход к таксономии рода. Подобная ситуация имеет место во многих направлениях современной систематической биологии, что представляет собой одно из слабых звеньев в ее методологии. В настоящее время уже укрепилось понимание того, что эффективность исследований может обеспечить только качественно-количественный, т. е. диалектически двусторонний, подход.

Мы попытались оценить возможности избранного нами методического подхода путем изучения количественной изменчивости морфокарпоструктур соссюрей, распространенных в полосе контактов их популяций. Сравниваемые нами виды соссюрей южной части СДВ в своей эволюции перешли соответствующий порог дифференциации количественных признаков на подродовом, секционном и субсекционном уровнях. Общая картина дифференциации количественных признаков соссюрей пока не известна. Требуют своего решения вопросы о том, имеет ли место какое-либо соответствие между качественными и количественными признаками и какие могут быть связи между этими признаками у каждого вида в отдельности.

На рис. 1 изображена схема эколого-фитоценотических взаимосвязей видов *Saussurea* в 5-балльном измерении. В условиях максимального сближения границ экотопов, отличающихся значительной степенью дифференциации своей структуры, возникает возможность тесного соприкосновения популяций различных видов. Казалось бы, невозможна близкая встреча (состыковка), например, гидрофильных растений *S. amurensis* с растениями *S. odontolepis*, обладающими ярко выраженными ксероморфными чертами. Но там, где экониши этих видов — экологических антиподов — тесно взаимно «притираются» друг к другу благодаря соответствующему сочетанию условий рельефа местности, происходит «встреча» популяций видов. Хотя подобные фитоценотические события крайне редки, но факт налицо, пусть слабый, контакт популяций имеет место. На сырых, полузаболоченных лугах, примыкающих к подножью крутых щебнистых горных склонов, кое-где едва заметно возвышаются полусухие микроостровки, на которых спорадически поселяются растения *S. odontolepis*. С сухих склонов, где локализованы экониши этого вида, семенной материал растений с помощью ветра (анемохория) распространяется (рассеивается) по низинным сырым участкам, где произрастают растения *S. amurensis*. Иногда можно наблюдать in situ mini-расстояния между особями *S. amurensis* и *S. odontolepis* в пределах 3—4 м. Максимум эколого-фитоценотических взаимосвязей наблюдается у пары

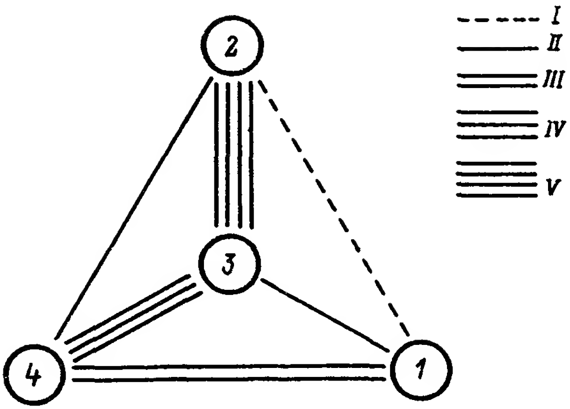


Рис. 1. Эколого-фитоценотические отношения видов *Saussurea.*

1 — *S. amurensis, 2* — *S. odontolepis, 3* — *S. pulchella, 4* — *S. splendida; I—V* — относительные баллы взаимосвязей (*I* — наименьший, *V* — наибольший показатели).

S. odontolepis — *S. pulchella.* Самое значительное смешение популяций этих видов обусловлено тем, что признаки их экотопов перекрываются, т. е. имеют некоторые черты сходства. Необходимо отметить, что *S. pulchella* обладает наиболее мощным адаптивным потенциалом в сравнении с другими видами. Ксеро- и мезофильные растения *S. pulchella* почти в равной мере способны произрастать совместно с ксероморфами *S. odontolepis* и мезоморфами эндемичного вида *S. splendida.* Экониши *S. odontolepis* и *S. pulchella* характеризуются чертами сходства по некоторым параметрам. Симпатрия этих видов примечательна тем, что в местах «сожительства» их популяций спорадически появляются гибридные особи *S. odontolepis*×*S. pulchella* (примерно 1—2 растения гибридной формы на 200—300 особей смешанных популяций). Надо отметить, что соссюреи южной части СДВ в отличие от соссюрей северо-востока Азии в процессе эволюции прошли этапы сингамеонии, их генетические системы в результате дивергенции существенно обособились, таксономические расстояния между ними стали значительными. Случаи редчайшей спонтанной гибридизации *S. odontolepis* и *S. pulchella* свидетельствуют о том, что «пробивание» генетических брешей у рассматриваемых видов — это своеобразный эволюционный след активных сингамеонных взаимоотношений видов в прошлом. И хотя генетические системы видов являются замкнутыми, тем не менее, вероятно, в их популяциях иногда случайно появляются генофенотипы с взаимно «уязвимыми» локусами в геномном аппарате. Пожалуй, этот вариант гипотезы более или менее удовлетворительно может объяснить случаи «генетического простреливания» этих локусов. У раритетных гибридов доминируют признаки только одного из родителей, а именно *S. pulchella.* В репродуктивном отношении они нежизнеспособны — не дают потомства. По некоторым признакам вегетативной системы главным образом листового аппарата виды *S. odontolepis* и *S. pulchella* обнаруживают четкие параллелизмы, выражающиеся особенно в том, что у этих видов рассеченность пластинок стеблевых листьев характеризуется значительным сходством рисунка. Менее различимой дифференциацией является архитектоника пластинок розеточных листьев. При неопытности исследователя идентификация видов по розеточным листьям оказывается практически невозможной, только лишь при наличии опыта различения отдельных геометрических линий возможна безошибочная идентификация по абрису пластинок. Таким образом, на примере общего рисунка листовых пластинок, исключая малозаметные детали, видно, что для розеточных листьев сравниваемой пары видов характерна выразительная картина конвергенции признаков. Из 6 сравниваемых пар только 1 пара *S. odontolepis*—*S. pulchella* выделяется немалым сходством признаков листовой системы. По своим габитуальным особенностям виды соссюрей характеризуются существенными чертами экоморфологической дифференциации. К примеру, мезофильные растения эндемика *S. splendida* имеют крупные размеры прикорневых листьев. (Этот вид поистине заслуживает и соответствующего эпитета «grandifolia», видовой же эпитет «splendida» не относится к числу удачных). У растений *S. amurensis* относительно слабо развита листовая система. Наибольшей облиственностью стеблей обладают растения *S. pulchella*. Этот вид характеризуется также и наибольшей степенью гетероморфизма листовой системы (гетерофиллия).

Если по качественным морфоструктурным чертам дифференциации экоморф (при сравнении признаков вегетативной системы) гетероморфизм видов выражен в немалой степени, то подобное наблюдается и в системе количественных признаков карпоструктур. По своей природе *А—Р*-карпосистема является конкордантной, *А*↔*Р*-функционал отражает корреляционное отношение. Вероятно, *А*- и *Р*-морфы являются органами разного независимого эволюционного происхождения, поэтому *Р*-структуру семянки возможно рассматривать в качестве надстройки, игравшей в эволюционном прошлом иную функциональную роль. Соединение (сращивание в процессе эволюционного морфогенеза) *А*- и *Р*-структур представляет собой один из примеров симбиоза разных по происхождению органов. На современном этапе эволюции *Р*-структуры выполняют свою основную функцию летательного аппарата, параметрические характеристики которого скоррелированы в соответствующей мере с габаритами груза-семянки. Сама семянка представляет собой камеру, в которой содержимое (энергетический материал с зародышем — носителем биоинформации) надежно защищено от воздействия внешних неблагоприятных факторов среды. Собственно, сама семенная кожура как биоинженерная конструкция служит надежной природной упаковкой для организменного зачатка с энергетическим запасом. Общий план морфоструктуры *А—Р*-системы генетически детерминирован, непрерывная изменчивость *А—Р*-признаков находится под генетическим контролем. В геноме каждого вида «технологическая» программа формирования структур «своя», неповторимая, уникальная. Следовательно, «упаковки» и *А—Р*-системы в целом у видов не могут быть идентичными, а должны быть по законам дивергенции по каким-либо параметрам разнообразными (полиморфными) при некоторых общих чертах единообразия (мономорфизма).

Соссюреи, как и подавляющая часть высших растений, являются модулярными организмами. Термин «модулярность» (модульность) принят в современной англоязычной биологической литературе (Halle et al., 1978; Бигон и др., 1989). Этот термин близок термину «метамерность». Предпочтительнее пользоваться термином «модулярность», так как он по своей семантике более общенаучный, универсальный, значит, и более приоритетный. С точки зрения теории модулярности *А—Р*-морфы представляют собой конечные специализированные репродуктивные модули, в изучении «разносортности» которых можно определенным образом оперировать теоретико-групповыми методами анализа и тем самым моделировать дискриминацию исследуемых объектов.

А—Р-морфы в какой-то мере варьируют независимо друг от друга (рис. 2). Пределы варьирования *Р*-морф значительно шире таковых у *А*-морф. Сужение пределов *А*-морф свидетельствует о наибольшей консервативности в непрерывной изменчивости семянок. Пороговые значения признаков в наибольшей мере специфичны у *S. pulchella* (рис. 2). У представителей же подрода *Saussurea* наблюдается общая выровненность в варьировании морф, но в целом дискриминантные показатели для видов значительны. Например, у *S. splendida* в отличие от других видов наиболее консервативны *Р*-морфы. Но гораздо более существенной представляется межвидовая дифференциация соссюрей по пороговым значениям варьирования *m*-морф (*А*↔*Р*-функционалов) (рис. 3). Показатель фреквенции морф у *S. pulchella* превосходит таковой представителей подрода *Saussurea* почти в 2 раза и даже больше. При этом обнаруживается одна любопытная деталь. Соссюреи *S. odontolepis* и *S. splendida*, далекие друг от друга по фенотипическим признакам, характеризуются почти тождественными бимодальными *М*-образными ломаными линиями (рис. 3). Может сложиться впечатление, что эти виды имеют близкородственные черты, так как направленности непрерывной изменчивости их морф значительно совпадают. Но объяснение этого феномена заключается в том, что виды *S. odontolepis* и *S. splendida* характеризуются сходством тенденций

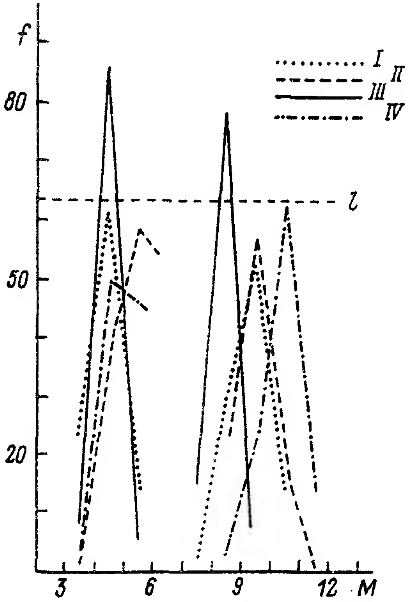


Рис. 2. Пределы варьирования карпологических *A*- и *P*-морф видов *Saussurea*.

I — *S. amurensis*, *II* — *S. odontolepis*, *III* — *S. pulchella*, *IV* — *S. splendida*; *f* — фреквенция (*p*—*q*-частоты морф); *M* — варьирование линейных размеров *A*-морф (семянки, lim 3—6 мм) и *P*-морф (внутренние щетинки паппусов, lim 7—12 мм); *l* — линия, отграничивающая *S. pulchella* от других видов.

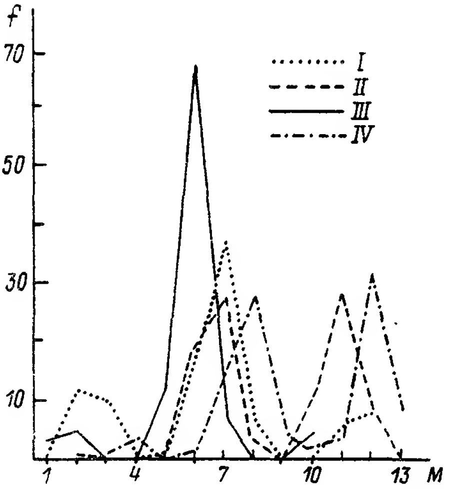


Рис. 3. Распределение (по горизонтальным *A*×*P*-матричным показателям) *p*—*q*-частот *m*-членов статистических совокупностей популяций видов *Saussurea*.

I — *S. amurensis*, *II* — *S. odontolepis*, *III* — *S. pulchella*, *IV* — *S. splendida*; *f* — фреквенция (*p*—*q*-частоты *m*-морф); *M* — *m*-морфы (*A*↔*P*). Отношения пределов варьирования линейных размеров, мм, *m*-морф (lim *A* : lim *P*): *1* — 3—4/7—8, *2* — 3—4/8—9, *3* — 3—4/9—10, *4* — 3—4/10—11, *5* — 4—5/7—8, *6* — 4—5/8—9, *7* — 4—5/9—10, *8* — 4—5/10—11, *9* — 4—5/11—12, *10* — 5—6/8—9, *11* — 5—6/9—10, *12* — 5—6/10—11, *13* — 5—6/11—12.

в изменчивости карпологических признаков при несходстве этих признаков по ряду параметров. Это — принципиальные различия. Подобные параллелизмы приводят к осмыслению предположения о том, что *S. odontolepis* и *S. splendida* в своей эволюции «идут» как бы навстречу друг другу, тенденции их развития направлены по каким-то каналам к единой гипотетической точке конвергенции. Растения *S. odontolepis* «двигаются» от ксероморфности к мезоморфности, у растений *S. splendida* обратное направление в экоморфологической изменчивости. При явных различиях адаптивных потенциалов рассматриваемые виды на современном этапе эволюции конвергируют в направлении ксеромезоморфности.

В таблице приводятся дополнительные данные, подтверждающие повышенную степень стабилизации непрерывной изменчивости карпологических признаков *S. pulchella*. Более низкие показатели мер разнообразия *A*-, *P*- и *m*-морф популяции этого вида свидетельствуют о сужении (уменьшении) потенциала изменчивости данного таксона. Об этом же говорит и высокий показатель *h* — доля редких морф в популяции. Возрастание показателя *h*, характеризующего структуру популяционного (внутривидового) разнообразия, следует трактовать как специфический параметр повышения уровня концентрации морф в более узком интервале их варьирования. Логическая (идейная или смысловая) сущность возрастания показателя *h* заключается в том, что с повышением уровня стабильности (консервативности) в изменчивости признаков снижаются показатели меры разнообразия этих признаков. Подобная закономерность характерна для таксонов, сохранивших в своей эволюции древние (примитивные) черты организации. К таким чертам, например, у *S. pulchella* относится наличие у листочков обертки пленчатых, округлых, по краю зубчато надорванных розово-фиолетовых придатков, характерных для представителей подрода *Theodorea*. Приводимые табличные данные и иллюстрации (рис. 1—3) свидетельствуют в

Непрерывная изменчивость *A—P*-признаков видов рода *Saussurea* в полосе контактов их популяций (отроги Малого Хингана, Хабаровский край)

Вид	*C*	*A*×*P*	$M_0(A—P)$		$\Sigma_p(A—P)$		μ_A	μ_P	μ_m	*h*
			A/P	*p*	*A/P*	Σ*p*				
S. amurensis	9	3×4	4—5 9—10	0.37	4—5 9—10	0.62 0.53	2.69±0.041	3.24±0.070	7.08±0.164	0.220±0.018
S. odontolepis	8	3×4	5—6 9—10	0.29	4—5 9—10	0.50 0.57	2.59±0.085	2.79±0.001	6.30±0.146	0.212±0.018
S. pulchella	7	3×3	4—5 8—9	0.68	4—5 8—9	0.87 0.78	2.04±0.062	2.34±0.055	4.41±0.151	0.370±0.021
S. splendida	10	3×4	4—5 10—11	0.29	4—5 10—11	0.55 0.56	2.53±0.049	3.17±0.065	7.08±0.203	0.292±0.020

Примечание. *C* — число комбинант (*m*-морф) в комбинационном ряду выборки; *A*×*P* — матрицы статистических совокупностей; $M_0(A—P)$ — пределы варьирования, мм, модальных *m*-морф (*A* — семянка, *P* — паппус, хохолок); *p* — относительная частота морф; $\Sigma p(A—P)$ — суммарные *p*-значения *A*- и *P*-морф соответствующего предела их варьирования; μ_A, μ_P, μ_m — показатели мер разнообразия *A—P*- и *m*-морф; *h* — доля редких *m*-морф в популяциях.

пользу гипотезы о том, что подрод *Saussurea* является более продвинутым в эволюции в сравнении с подродом *Theodorea.*

Судя по состоянию современных популяций *S. pulchella*, можно полагать, что вид переживает процессы дифференциации, формообразования и сохраняет свое процветание благодаря приобретенной в эволюции высокой репродуктивной способности. Вероятно, вид уже достиг своей эволюционной вершины, поскольку просматриваются черты спада его динамичности. Популяции *S. pulchella* в некоторых районах своего распространения повышают численность за счет приспособления к условиям жизни, вызванным процессами синантропизации растительности, ее гемеробии (степени денатурализации). В какой-то мере на синантропизацию положительно реагирует и *S. odontolepis*, то же можно сказать о *S. amurensis*. Но у популяций *S. amurensis* положительная реакция на синантропизацию растительности может быть только при одном важнейшем условии — сохранении естественного почвенного гидрорежима. Нарушение этого режима (например, при осушении болот) приводит к выпадению растений *S. amurensis* из состава фитоценозов. Вид *S. splendida*, занесенный в «Красную книгу», в условиях нарастающей синантропизации заметно утрачивает свою жизнеспособность. В настоящее время актуален вопрос о принятии мер охраны резерваций, где еще имеются малочисленные популяции растений *S. splendida.*

Сравнение показателей попарного сходства соссюрей приводит к уже сформулированному выводу о том, что *A*-признаки более консервативны (устойчивы) в своей изменчивости, и стабилизирующий отбор поддерживает тенденцию выравнивания разнообразия этих признаков на более высоком уровне их сходства (рис. 4). В отношениях показателей сходства по *P*-признакам общее равновесие несколько нарушается по причине дивергенции пары *S. pulchella—S. splendida* и конвергенции *S. amurensis—S. odontolepis*. Всплеск «возмущения» (возрастание интерградации) в изменчивости *P*-признаков свидетельствует об их меньшей стабильности. В этом своеобразном «прорыве» и наблюдается контраст в изменчивости *S. pulchella* в сравнении с представителями подрода *Saussurea* по общим *m*-морфам. Но тем не менее критерий Уэвелла по *P*-признакам соблюдается более чем на 84%. Только один порядковый номер «2» в порядке возрастания показателей сходства пар оказался не на своем 2-м, а на последнем месте. По *A*-признакам при сравнении их с *m*-признаками критерий Уэвелла не соблюдается, порядковые номера расположились хаотично. Надо полагать, генофенотипическое состояние изменчивости *A*-признаков характеризуется более выраженной колебательной природой. Пары 3, 4, 5 и 6, судя по гистограммам

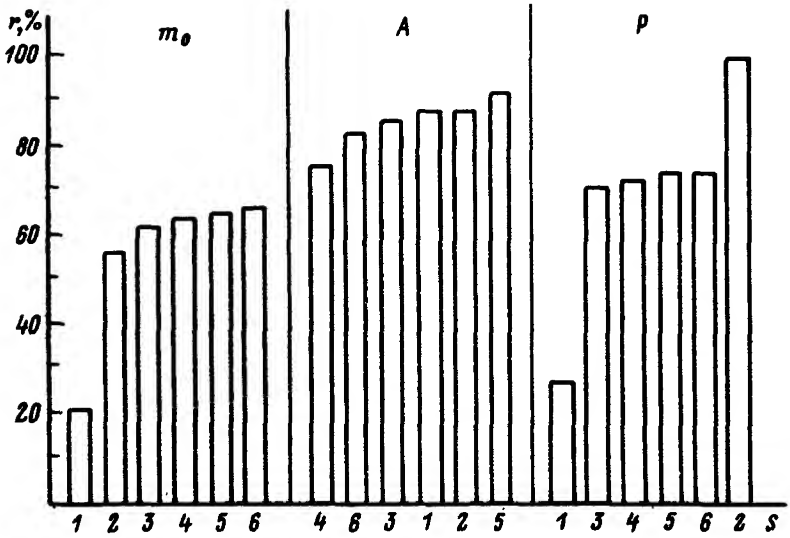


Рис. 4. Меры попарного сходства видов *Saussurea* по общим m_0-морфам ($A \leftrightarrow P$).

S — сравниваемые пары видов, *r* — меры сходства, %. *1* — *S. splendida*—*S. pulchella*, *2* — *S. amurensis*—*S. odontolepis*, *3* — *S. odontolepis*—*S. pulchella*, *4* — *S. odontolepis*—*S. splendida*, *5* — *S. amurensis*—*S. splendida*, *6* — *S. amurensis*—*S. pulchella*.

m- и *P*-признаков, характеризуются сравнительно близкими значениями показателей *r*-сходства (рис. 4).

Теоретические положения о принципах «реальной таксономии» (Ворошилов, 1990) по своей идее не должны противоречить логическим принципам классификации. Но в действительности все гораздо сложнее. Невозможно природу «разорвать» на отдельные части и в безупречном порядке разложить их как независимые дискретные сущности по разным полочкам. С феноменологических позиций неясна природа таксономических систем с положительной и отрицательной обратной связью. Сеть сложного переплетения множественных связей между таксономическими системами разного ранга не может найти истолкования в рамках однозначной интерпретации. Дивергенция, конвергенция, параллелизмы, флуктуирующая асимметрия, полная, неполная или ложная гомология качественных и количественных признаков, разная природа их структуры и функций, генетические запреты, интрогрессия, гетеробатмия, фенодевиации, модификационная изменчивость, влияние внешней среды — все эти многочисленные факторы в своей совокупности порождают в ортодоксальной таксономии многие неувязки и несоответствия. Систематическая биология как наука с очень слабыми критериями при современных своих возможностях в ряде случаев не в состоянии дать не только исчерпывающее, но сколько-нибудь удовлетворительное объяснение отдельных узловых таксономических проблем. Оптимальный выход из тупиковых ситуаций видится в том, что необходимо наведение прочных мостов между популяционной биологией и систематической биологией с опорой на эколого-эволюционные теории. Иными словами, подход к изучению таксонов (их систем) должен быть не только синкретичным, но и диалектичным, т. е. двусторонним (сверху—снизу), качественно-количественным.

На примере изучения дальневосточных соссюрей можно было убедиться, что поиск таксономического паттерна только в каком-нибудь одном направлении, т. е. при одностороннем подходе к изучению признаков, может привести к выводам, построенным на зыбкой основе. Изучение непрерывной изменчивости карпологических *A*—*P*-признаков соссюрей в полосе симпатрии из популяций показало, что межвидовая дифференциация *Saussurea* по некоторым параметрам в одних случаях имеет отчетливые черты, в других — наблюдается пересечение признаков (их однообразие), что стирает грани видовой дискриминации при возрастании показателей сходства сравниваемых признаков. Описанный выше подход относится к числу методических приемов, могущих служить дополнительным способом построения информативной модели, которая может отразить новые элементы в эволюционно-таксономических взаимоотношениях между видами.

Заключение

Исследованная группа дальневосточных видов *Saussurea* DC. (*S. amurensis, S. odontolepis, S. pulchella, S. splendida*) в отрогах Малого Хингана (Хабаровский край) характеризуется специфическими чертами таксономической дифференциации по показателям непрерывной изменчивости (мер разнообразия и сходства) наследуемых количественных признаков *A*—*P*-карпоструктур. По характеру изменчивости этих признаков *S. pulchella* (подрод *Theodorea*) обособлена от представителей подрода *Saussurea*. Аналитическая оценка параметров непрерывной изменчивости изученных признаков-маркеров показала, что наибольшие таксономические расстояния имеют место между *S. pulchella* и *S. splendida*. Морфометрические данные о варьировании линейных размеров семянок и внутренних щетинок паппусов (сравнение показателей на основе «взвешивания» репрезентативных выборок из модельных популяций) свидетельствуют о различиях путей микроэволюции видов. Установлено, что у соссюрей семянки в отличие от внутренних щетинок паппусов в своей изменчивости обладают более стабильными признаками.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Басаргин Д. Д. Изменчивость карпологических признаков *Saussurea pulchella* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1988а. Т. 73, № 1. С. 83—89. — *Басаргин Д. Д.* Изменчивость карпологических признаков некоторых видов рода *Saussurea* (*Asteraceae*) Дальнего Востока // Бот. журн. 1988б. Т. 73, № 4. С. 540—547. — *Басаргин Д. Д.* Изменчивость карпологических признаков *Saussurea amurensis* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 4. С. 492—497. — *Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.; Т. 2. 477 с. — *Васильев А. Г.* Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 158—169. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Ворошилов В. Н.* О составе флоры советского Дальнего Востока // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95, вып. 2. С. 89—95. — *Гинзбург Э. Х.* Описание наследования количественных признаков. Новосибирск: Наука, 1984. 247 с. — *Животовский Л. А.* Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общ. биологии. 1979. Т. 40, № 4. С. 587—602. — *Животовский Л. А.* Показатель внутрипопуляционного разнообразия // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41, № 6. С. 828—836. — *Животовский Л. А.* Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38—44. — *Липшиц С. Ю.* Род *Saussurea* и его представители в СССР // Тр. МОИП. 1960. Т. 73. С. 171—192. — *Липшиц С. Ю.* Род Соссюрея, Горькуша — *Saussurea* DC. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 27. С. 361—535. — *Липшиц С. Ю.* Род *Saussurea* DC. (*Asteraceae*). Л.: Наука, 1979. 282 с. — *Магомедмирзаев М. М.* О проблемах морфологического измерения и счета с позиций фенетики растений // Журн. общ. биологии. 1976. Т. 37, № 3. С. 331—343. — *Магомедмирзаев М. М.* Анализ изменчивости морфологических признаков высших растений и его использование в решении общих и прикладных задач популяционной биологии. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л.: Изд-во ЛГУ, 1977. 35 с. — *Новоженов Ю. И.* Географическая изменчивость и популяционная структура вида // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 78—90. — *Поляков П. П.* Систематика и происхождение сложноцветных. Алма-Ата: Наука, 1967. 335 с. — *Силис Д. Я., Каневская А. Г., Шмакова Т. В., Миронов Е. Н.* Влияние экологических факторов на генетический контроль количественных признаков озимой мягкой пшеницы. Длина главного колоса // Генетика. 1988. Т. 24, № 12. С. 2149—2156. — *Уг-*

лов В. А. Ландшафтно-экологическая изменчивость концентрации фенов в популяциях растений // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 119—125. — *Halle F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B.* Tropical trees and forests. An architectural analysis. Bonn; Heidelberg; New York: Springer-Verlag, 1978. 441 p. — *Ohwi J.* Flora of Japan. Smithsonian Inst. Washington, 1965. 1067 p.

Тихоокеанский институт биоорганической химии
ДВО АН СССР
Владивосток

Получено 21 XII 1990

УДК 581.526.2.001.33 (571.12)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 10

С. В. Васильев, В. Г. Мозалевский

КЛАССИФИКАЦИЯ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ СРЕДНЕГО ПРИОБЬЯ

S. V. VASILYEV, V. G. MOZALEVSKY. THE CLASSIFICATION OF THE PINE FORESTS OF THE OB RIVER BASIN IN ITS MIDDLE COURSE

Классификация сообществ сосновых лесов проведена табличной сортировкой описаний и списка видов. Описано 23 ассоциации, выделенных по эколого-фитоценотическому принципу и объединенных в 8 групп и 3 секции. Отмечено, что фитоценотические классификации не могут быть однозначно интерпретированы для лесной типологии и требуют выделения мелких единиц по признакам древостоев в рамках ассоциаций; а также рассмотрения ассоциаций других формаций, являющихся экогенетическими или возрастными стадиями лесообразовательного процесса.

Литературные данные о сосновых лесах Среднего Приобья крайне скудны. Имеющиеся классификационные схемы (Крылов, 1961; Прокопьев, 1968; Кох, 1977) отражают лишь иерархию лесотипологических единиц; таксационные и фитоценотические характеристики приводятся только для некоторых типов леса и часто по единичным пробным площадям. Они строятся главным образом только по описаниям сообществ со спелыми древостоями, и, таким образом, не отражают их возрастного разнообразия. Остается неясным вопрос — насколько стабильны диагностические признаки в процессе возрастных смен. Это делает такие классификации неудобными; очевидна необходимость разработки типологических классификаций с учетом возрастных стадий.

В задачу настоящей работы входило систематическое описание среднетаежных сосновых лесов Приобья для целей лесной типологии. Как известно, лесотипологические классификации, ориентированные на использование в лесном хозяйстве, имеют ряд отличий от фитоценотических классификаций — более полный учет хозяйственных свойств древостоев и типов условий местопроизрастания. Диагностический базис этих классификаций тем не менее основан на фитоценологии. Вопрос о соотношении фитоценологических признаков с лесохозяйственными, по крайней мере для среднетаежных лесов Западной Сибири, не решался. Фитоценотические признаки использовались формально, в традиционном ключе, разработанном для европейской части СССР. В результате выделялись, на наш взгляд, малоинформативные типологические группы, такие как бруснично- и чернично-зеленомошные сосняки. Поэтому при разработке классификации мы изначально не связывали себя какими-либо формальными правилами той или иной геоботанической школы.

В результате планировалось получить оценку информативности фитоценотических признаков для лесной типологии и оценку сопоставимости единиц, выделяемых при фитоценотической классификации, с лесотипологическими единицами.

Процедура классифицирования состояла в табличной сортировке списка видов и описаний по методике Й. Браун-Бланке (Александрова, 1969). Устанавливали группы описаний по их флористической общности и проводили сортировку описаний внутри групп по признакам доминирования и содоминирования отдельных видов подчиненных ярусов. Видовой состав древесного яруса рассматривали отдельно по поколениям древостоя, включая возобновление.

Таксационные характеристики древостоев непосредственно при сортировке не учитывали, но с ними сравнивали различные варианты классификации, получаемые при табличной сортировке. Помимо состава древостоев рассматривали бонитет основного яруса, полноту, запас и возраст каждого поколения, участвующего в древостое, численность подроста и возобновления. Эти показатели служили текстовым материалом для оценки качества классификации.

В таком же аспекте использовали данные по геоморфологии, почвообразующим породам и другим показателям, определяющим тип условий местопроизрастания.

При сортировке не производили выбраковку описаний «переходных типов», так как иначе можно было потерять в классификации различные возрастные стадии лесных сообществ. Выбраковывали только единичные сомнительные описания сообществ, например сильно отличающиеся бонитетом от прочих, представленных в некоторой группе. Если же таких отличающихся описаний было несколько — это считалось нормой.

В классификации были оставлены все малочисленные группы описаний. Понимая всю условность и невалидность их выделения, мы тем не менее имеем возможность хотя бы так оценить отдельные экологические и временные ситуации. Таким образом, нами рассмотрен по возможности весь спектр фитоценотического варьирования сосняков. Крупные по числу описаний ассоциации были дополнительно разбиты на более мелкие единицы, если для этого имелись фитоценотические основания.

Для классификации было использовано 150 лесотипологических описаний, собранных в пределах Среднего Приобья. Основные районы сбора: поселки Карымкары (нижняя Обь), Цынгалы, Реполово (Нижний Иртыш), Сытомино, Локосово, Покур, Александровское; города Нефтеюганск, Сургут, Нижневартовск (средняя Обь); бассейны рек Большой Юган, Соснинский Еган, Ларьеган, Трайгородская.

Было рассмотрено дополнительно 155 описаний, собранных в различное время (1976—1986 гг.) сотрудниками лаборатории динамики лесного покрова Института леса и древесины СО АН СССР в этом регионе и обеспеченных данными по геоморфологическому положению и почвообразующим породам. Согласно результатам классификации, они были распределены по выделенным ассоциациям. Объединенная выборка описаний (всего 305) использовалась для оценки территориального размещения и сопряженности с почвообразующими породами (пески, суглинки).

Оценка сопряженности производилась с использованием редуцированного коэффициента корреляции К. Пирсона (Василевич, 1969) по таблице сопряженности 2×2. Типы геоморфологических поверхностей выделены И. А. Волковым (Седых и др., 1983).

В дальнейшем изложении понятия «тип леса» и «тип насаждений» понимаются согласно Б. П. Колесникову (1956), а «тип лесного биогеоценоза» — согласно В. Н. Сукачеву (1972) и В. Н. Смагину (1965).

В результате классификации выделено 23 ассоциации, часть которых разбита на субассоциации. Ассоциации объединены в 8 групп и 3 секции.

Секция кустарниковых сосняков Pineta swidosa объединяет исключительно пойменные сосняки. Секция выделена преимущественно по флористическим критериям и дифференцирована на группы, ассоциации — главным образом по доминированию и обилию видов подчиненных ярусов. Характерным для секции является постоянное присутствие определенной биоморфы — кустарников, что дает основание рассматривать ее как секцию в понимании С. Я. Соколова (1962).

ТАБЛИЦА 1

Секция ассоциаций Pineta swidosa

Группа ассоциаций	Poosa				Climaciosa		Pyrolosa			
Номера ассоциаций	1.1	1.2	2	3	4	5	6	7	8	9
Число описаний	3	3	4	3	4	7	3	5	6	7
Класс бонитета	III	III	II	V	III	III	III	III	II	III
Класс возраста (× 20 лет)	1—2	1—2	2—3	4—6	2—7	2—10	4—7	2—10	2—5	2—10
Полнота древостоя (× 0.1)	4—7	3—5	3—6	3—7	4—10	5—10	7—10	4—8	5—9	3—5
Преобладающая порода II яруса				Ос			П	П	П	К
Преобладающая порода подроста	П	С	С	Ос	С	С	П	П	П	К
Встречаемость пород I яруса										
Кедр	+	6	+					+		5
Береза	6	10	5	10	5	10	6	10	10	9
Осина				6	5					
Кустарниковый, травяно-кустарничковый и моховой ярусы										
Swida alba	6/+	+	+			9/2		8/+	5/+	+
Padus avium	10/1	+	5/+		+	9/1	10/1	6/1	5/+	9/1
Sorbus sibirica	10/1					5/2	10/1	10/1	10/1	8/2
Rosa majalis	6/+	+	6/+	6/1	5/+	10/2		+	5/+	8/1
Poa pratense	10/1	10/1	10/2	6/+	+					
Hieracium umbellatum	+	10/1	8/+	10/1	5/+	+				
Rumex thyrsiflorus	10/1	6/+	10/1	+						
Sedum maximum	6/1	+	5/+		+	+				
Calamagrostis epigeios	+	6/+	8/1							
Antennaria dioica		5/+	5/+							
Pohlia nutans		+	5/+	+						
Polytrichum juniperinum	10/3	10/2	+	+		+	+			+
Cladina sp.	+	6/2								+
Artemisia vulgaris	10/1									
Climacium dendroides		+			10/2	9/2			+	
Galium septentrionale				6/+	5/+	10/1				+
Calamagrostis langsdorffii			5/2	+	+	10/1		+	+	+
Rubus arcticus						9/3		+	+	5/+
Pyrola sp.	+	+			+	+	10/2	8/2	10/1	10/1
Equisetum pratense	10/1					6/1	+	+	+	8/1
Orthylia secunda	+	+				9/1	+	+	8/1	+
Majanthemum bifolium					+	8/1		10/2	9/2	8/1
Trientalis europaea						+		8/1	9/1	10/1
Rubus saxatilis	+	+				+		6/1	9/1	9/1
Solidago virgaurea	10/1							8/+	8/+	+
Calamagrostis obtusata		6/+						6/1	5/+	+
Goodyera repens							6/+	6/1		
Oxalis acetosella							+	10/2	5/+	+
Rhytidiadelphus triquetrus	+						6/+	8/2	10/3	+
Linnaea borealis	+						6/+	6/+	8/2	8/1
Ptilium crista-castrensis		+							9/1	8/1
Polytrichum commune	+				10/2	8/2		+	6/+	10/1
Pleurozium schreberi	+	6/2		+		9/2		10/1	10/3	10/4
Hylocomium splendens	+					+		8/1	10/4	10/4
Vaccinium vitis-idaea				+				+	+	6/2
Carex globularis								+	+	6/1

Примечание. Цифры в знаменателе — классы проективного покрытия: «+» — менее 1%, 1 — 1—5%, 2 — 6—25%, 3 — 26—50%, 4 — 51—75%, 5 — 76—100%; цифры в числителе — классы встречаемости: «+» — менее 45%, 5 — 45—54%, 6 — 55—64%, 7 — 65—74%, 8 — 75—84%, 9 — 85—94%, 10 — 95—100%. В таблицах приведены виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов, имеющие встречаемость 50% хотя бы в одной из ассоциаций или субассоциаций.

В группу ассоциаций Pineta poosa (табл. 1, ассоциации: 1 — Pinetum pooso—polytrichosum juniperinii, 2 — P. poosum, 3 — P. hieraciosum) вошли сообщества главным образом поймы Оби и лишь незначительно — пойм таежных речек (субасс. 1.1). Субассоциации 1.2 и асс. 2 и 3 характеризуют сукцессионный ряд сообществ, сформированных на береговых валах и сменяющихся по мере отступания русла и перехода их в центрально-пойменное положение. В результате последующего пожарного воздействия они сменяются осиновыми лесами. Переходная ситуация отражена асс. P. hieraciosum.

Субасс. 1.1 формируется в прирусловье мелких таежных рек и в нижнем по течению реки отрезке долины сменяется со временем на сосняки группы P. climaciosa (табл. 1, ассоциации: 4 — P. polytrichoso—climaciosum, 5 — P. swidoso—climaciosum).

Сосняки группы P. pyrolosa также являются следствием развития сосняков субассоциации 1.1, но уже в верхнем по течению отрезке долины (табл. 1, ассоциации: 6 — P. pyrolosum, 7 — P. oxalidosum, 8 — P. rhytidiadelphoso—hylocomiosum, 9 — P. pyroloso—hylocomiosum).

Определенного порядка на разновозрастных местообитаниях пойменных грив ассоциации последней группы не образуют. В пределах каждой ассоциации возраст древостоев варьирует в значительных пределах, и становится очевидным, что различия ассоциаций этой группы определены исключительно экологическими условиями местообитаний.

Организуя на этой основе лесотипологические единицы, можно видеть, что субасс. 1.2 и асс. 2 и 3 отдельно характеризуют типы насаждений, а совокупно образуют тип леса в понимании Б. П. Колесникова. Субасс. 1.1 также сопоставима с типом насаждений другого типа леса, который характеризуется этой субассоциацией и группой ассоциаций P. climaciosa. Но ассоциации последней, очевидно, нельзя сопоставить с типами насаждений, так как варьирование возрастов древостоев (от 40 до 140—200 лет) в их пределах показывает необходимость дальнейшей дифференциации этих ассоциаций, но уже по признакам древостоев, так как фитоценотические уже исчерпаны. Ассоциации группы P. climaciosa могут быть сопоставлены только с типами лесных биогеоценозов как экогенетическими этапами.

Ассоциации группы P. pyrolosa по той же причине можно сопоставить только с типами лесных биогеоценозов. Интересным объектом для анализа является асс. 1. Она не может быть рассмотрена как тип лесного биогеоценоза, так как ее субассоциации имеют различные направления смен и различные условия местопроизрастания. Субасс. 1.2 однородна в этом отношении, но сообщества субасс. 1.1 в условиях поймы верхнего и нижнего течения таежных рек сменяются сообществами различных ассоциаций и даже групп ассоциаций. Таким образом, для разграничения в ней отдельных типов лесных биогеоценозов недостаточно только фитоценотических признаков, а необходимо привлечение данных о геоморфологическом положении.

Сосняки P. vacciniosa характеризуются отсутствием выраженного кустарникового яруса и постоянным обилием кустарничков, что позволяет рассматривать эту группу также в ранге секции ассоциаций. Группы ассоциаций могут быть определены как по флористическим критериям, так и по сходству доминирующих и содоминирующих видов. Ассоциации выделяются по преобладанию тех или иных видов подчиненных ярусов.

Сосняки группы P. pleuroziosa (табл. 2, ассоциации: 10 — P. polytrichosum juniperinii, 11 — P. pleurozioso—cladinosum, 12 — P. myrtilloso—pleuroziosum, 13 — P. vaccinioso—pleuroziosum, 14 — P. hylocomioso—pleuroziosum) распространены преимущественно на песках аллювиальных террас и краевых дренированных частей междуречий (табл. 3). Различия ассоциаций этой группы могут быть объяснены давностью пожара. Низовые пожары, оказывающие влияние на напочвенный покров, мало сказываются на структуре древостоя. Поэтому возраст

7*

ТАБЛИЦА 2

Секция ассоциаций Pineta vacciniosa

Группы ассоциаций	Pleuroziosa					Hylocomiosa	Polytrichosa			
Номера ассоциаций	10	11	12	13	14	15	16.1	16.2	16.3	17
Число описаний	4	5	9	11	10	13	5	6	3	4
Класс бонитета	V	IV	IV	IV	IV	III	IV	IV	IV	V
Класс возраста (× 20 лет)	1—10	2—12	3—12	2—12	5—12	5—12	6—10	5—10	6—12	7—12
Полнота древостоя (× 0.1)	1—5	3—8	5—9	4—9	3—9	5—10	6—7	4—8	3—6	3—7
Преобладающая порода II яруса	С	С	К	К	К	К	К	К	К	
Преобладающая порода подроста	С	С, К	С, К	С, К	К	К	К	К	К	С
Встречаемость пород основного яруса										
Кедр	+	+	+	+	+	8	10	6	6	5
Береза	+	+	+	+	+	9	10	9	6	5
Осина					+	5	+	6	6	
Кустарниковый, травяно-кустарничковый и моховой ярусы										
Ledum palustre	6/+	10/1	10/2	10/2	10/2	10/1	10/2	10/2	10/3	10/2
Vaccinium myrtillus	5/2	5/1	10/2	9/1	10/1	10/2	10/2	9/1	6/+	10/1
V. vitis-idaea	10/2	10/2	10/2	10/2	10/2	10/2	10/2	10/2	10/2	10/1
Pleurozium schreberi	8/2	10/3	10/5	10/5	10/5	10/4	10/4	10/3	10/2	10/4
Polytrichum juniperinum	10/3	+	+	+			+			
Cladina sp.	10/3	10/4	8/2	9/2	+	+	+			10/1
Dicranum polisetum	+	10/2	10/2	10/2	9/1	8/+	10/1	5/+	5/+	10/1
Hylocomium splendens			+	+	10/2	10/4	10/3	10/2	10/2	5/1
Linnaea borealis			+	+	+	9/2		10/1	+	
Diphasiastrum complanatum			+	+	+	6/1	+	+	+	
Trientalis europaea						6/1	+	+	+	
Majanthemum bifolium			+	+	+	6/1				
Orthylia secunda						6/1		+		
Rosa majalis	+	+	+	+	+	7/1	8/+	+	+	
Sorbus sibirica		+	+	+	+	7/1	7/+	+	+	
Equisetum sylvaticum	5/+		+	5/+	5/1	7/1	8/1	9/1	10/1	10/2
Polytrichum commune	5/2		+	+	+	+	8/2	10/3	10/2	8/1
Carex globularis	5/1	+		+	+	+	8/1	9/2	10/2	10/2
Sphagnum russowii + *S.* sp.				+			8/2	10/3	10/3	10/3

деревьев основного яруса мало информативен для оценки давности пожара. Большую информацию дает состояние и состав подроста — в сообществах ранних послепожарных стадий подрост преимущественно сосновый. В сообществах поздних стадий происходит накопление темнохвойного подроста и темнохвойного второго яруса. Ассоциации этой группы можно упорядочить следующим образом: ранняя послепожарная стадия представлена асс. 10, более поздние сменяются в следующем порядке: ассоциации 11—13—12—14 при постепенном накоплении подстилки, слабой гигрофитизации и евтрофизации местообитаний.

Следует отметить, что асс. 12 и 13 практически не отличимы друг от друга, кроме как по обилию брусники и черники.

Группа ассоциаций P. pleuroziosa совокупно с группой P. hylocomiosa традиционно выделялись в единой группе зеленомошных или мшистых лесов. Хотя Г. В. Крыловым (1961) были выделены подгруппы плеврозиевых, гилокомиевых и ритидиадельфовых (см. сосняки грушанковые настоящей классификации) сосняков, но типы леса соответственно этому не выделялись. Группа ассоциаций P. hylocomiosa с единственной асс. 15 (табл. 2) —

ТАБЛИЦА 3

Сопряженность ассоциаций сосняков с почвообразующими породами и геоморфологическими поверхностями (редуцированный коэффициент К. Пирсона)

Номера и названия ассоциаций	Почвообразующие породы		Геоморфологические поверхности				
	пески	*суглинки*	*а*	*б*	*в*	*г*	*д*
11. P. pleurozioso—cladinosum	0.130		0.136	+	+		
13. P. vaccinioso—pleuroziosum	0.422		0.284	0.143	0.134	+	
12. P. myrtilloso—pleuroziosum	0.210	+	+	0.173	+	+	
14. P. hylocomioso—pleuroziosum	0.275		+	+	0.164		+
16. P. sphagnoso—pleuroziosum	0.163	+	+	+	0.120	+	
15. P. linnaeoso—hylocomiosum	+	0.488	+	+	0.193	+	+
17. P. sphagnoso—hylocomiosum	+	0.207		+	+	0.302	
19. P. myrtilloso—sphagnosum	+	+		+	+	+	+
20. P. caricoso—sphagnosum	+	0.216		+	+	0.331	+
21. P. ledoso—sphagnosum	+	+	+		+	0.252	0.166

Примечание. *а* — первая надпойменная терраса, *б* — озерно-ингрессионная терраса, *в* — краевая дренированная часть междуречий, *г* — периферическая умеренно дренированная часть междуречий, *д* — центральная слабо дренированная часть междуречий (Седых и др., 1983).

P. linnaeoso—hylocomiosum имеет ряд особенностей, позволяющих считать её фитоценотические отличия от предыдущей группы, показанные в табл. 2, существенными. Сосняки этой группы распространены на суглинках в дренированной и слабодренированной частях междуречий и, очевидно, не имеют генетической и динамической связи с сосняками группы P. pleuroziosa. Строение древостоев сообществ асс. P. hylocomiosum показывает, что она является одной из фаз восстановительно-возрастной динамики темнохвойных лесов, сменяющей сосново-березовые и сосново-осиновые леса ранних стадий и сменяющейся кедровыми лесами на поздних стадиях. Здесь тенденция смены сосны на кедр более очевидна, нежели в сосняках группы P. pleuroziosa. Группа и асс. P. hylocomiosa выделены впервые для сибирских лесов, хотя сосняки этой ассоциации — одни из самых распространенных в рассматриваемом регионе.

Группа ассоциаций P. polytrichosa (табл. 2, ассоциации: 16 — P. sphagnoso—hylocomiosum, 17 — P. sphagnoso—pleuroziosum) объединяет сообщества, сходные с предыдущими группами, но отличающиеся более высоким гидроморфизмом, что сказывается на флористическом составе и на соотношении обилий видов. Каждая из ассоциаций этой группы (16 и 17) в качестве варианта классификации может быть рассмотрена в рамках групп P. hylocomiosa и P. pleuroziosa соответственно, тем более что сходны геоморфология и почвообразующие породы их местообитаний (см. табл. 3). Но асс. P. sphagnoso—pleuroziosum, о чем свидетельствуют возраст и строение древостоев, сукцессионно следует за сосново-лиственными древостоями. Такой предшествующей динамической стадии нет для сосняков группы P. pleuroziosa, что говорит об отсутствии генетической связи между ними и асс. 17 и о том, что их различия целиком определены экологическими условиями местообитаний. То же, надо ожидать, справедливо и для группы P. hylocomiosa и асс. P. sphagnoso—hylocomiosum.

Сопоставим выделенные единицы в пределах этой секции ассоциаций с лесотипологическими. Очевидно, что ассоциации группы P. pleuroziosa в совокупности образуют тип леса для сосняков на боровых песках в среднем Приобье.

Ранние восстановительные стадии развития лесов данного типа представлены типом насаждений, который характеризуется асс. P. polytrichoso—juniperinii. Другие ассоциации для образования из них типов насаждений должны быть дифференцированы по строению и возрасту древостоев. Но каждая ассоциация есть определенный этап восстановления сообществ после последнего пожара и их можно рассматривать как типы лесных биогеоценозов.

Асс. P. hylocomiosum и ассоциации группы P. polytrichosa также требуют дальнейшей дифференциации по признакам древостоя на типы насаждений, чтобы образовать типы леса. Их необходимо дополнить ассоциациями сосново-лиственных лесов ранних стадий послепожарного восстановления (тогда они будут отражать длительнопроизводные подтипы коренных темнохвойных лесов) и темнохвойной стадией послепожарного развития. В совокупности эти три компоненты образуют типы коренных темнохвойных лесов соответствующих местообитаний.

Следующая, экологически определенная секция P. sphagnosa образована сосняками сфагновыми, для которых характерно обилие болотных видов и доминирование видов рода сфагнум в напочвенном покрове.

Группа ассоциаций P. carici—sphagnosa (табл. 4, ассоциации: 18 — P. vaccinioso—sphagnosum, 19 — P. myrtilloso—sphagnosum, 20 — P. caricoso—sphagnosum, 21 — P. ledoso—sphagnosum) отражают стадии мезоолиготрофного заболачивания в условиях плакоров и надпойменных террас. Группа ассоциаций P. calamagrostidoso—sphagnosa (табл. 4, ассоциации: 22 — P. calamagrostidoso—sphagnosum, 23 — P. comaroso—sphagnosum) представляет стадии пойменного евтрофного заболачивания в долинах таежных рек. Флористические и фитоценотические отличия этих групп очевидны.

Дифференциация группы P. carici—sphagnosa проведена по доминированию видов. Выделенные ассоциации коррелируют с производительностью древостоев, бонитетом и составом подчиненных ярусов. Динамических связей на уровне онтоценогенеза между ними не выявлено, но вполне возможно, что они образуют экогенетический ряд постепенного заболачивания, сопровождающийся олиготрофизацией, гигрофитизацией местообитаний и накоплением торфяного горизонта. Можно предполагать, что различия в фитоценотическом строении и строении древостоев их сообществ обусловлены целиком экологическими условиями местообитаний. Это доказывает и широкий диапазон возрастов древостоев в каждой ассоциации. Восстановление после локальных нарушений сообществ происходит достаточно быстро и без производных ассоциаций. Все это позволяет рассматривать эти ассоциации как типы лесных биогеоценозов и как элементы (почти полные) типов леса, для чего их опять-таки следует дополнить ассоциациями ранних стадий и разбить на типы насаждений согласно возрастным стадиям древостоев.

Проведенный сравнительный анализ показывает, что такие лесотипологические единицы, как «тип леса» и «тип насаждений», в понимании Б. П. Колесникова (1956), не имеют однозначно соответствующих им единиц в фитоценотической классификации, основанной на флористическом сходстве и сходстве доминантов. Для того чтобы построить типы насаждений, лесотипологические единицы должны быть разбиты на более мелкие по признакам строения древостоев, а для того чтобы построить типы леса — объединены с ассоциациями нередко других формаций для описания полного динамического ряда, соответствующего одному онтогенетическому циклу развития древостоев главной лесообразующей породы. Вполне возможно, что этим условиям будут удовлетворять классификации, построенные с учетом возрастной структуры ценопопуляций.

С другой стороны, сама система лесотипологических единиц, основанная на принципах Колесникова, должна быть расширена для отражения ситуаций, возникающих, когда ряд типов насаждений принадлежит к одной ассоциации и

ТАБЛИЦА 4

Секция ассоциаций Pineta sphagnosa

Группа ассоциаций	Carici—sphagnosa						Calamagrostidoso—sphagnosa	
Номера ассоциаций	18	19.1	19.2	20	21.1	21.2	22	23
Число описаний	6	4	4	5	3	7	3	2
Класс бонитета	V	V	V	V	Va	Va	V	Vб
Класс возраста (× 20 лет)	2—12	8—12	5—11	5—9	6—12	6—12	7—8	8—10
Полнота (× 0.1)	4—8	5—6	4—6	4—8	5—6	4—6	4—7	3—4
Преобладающая порода подроста	С	К, С	К	Б, С	С	С	К, Б	С
Встречаемость пород I яруса								
Кедр	10	10	10	+	10	8	10	
Береза	+	5	10	8	10	8	10	10
Кустарничковый, травяно-кустарничковый и моховой ярусы								
Sphagnum russowii + *S.* sp.	10/4	10/5	10/4	10/5	10/4	10/4	+	10/3
Ledum palustre	10/4	10/3	10/3	8/1	10/2	10/2	6/1	10/1
Chamaedaphne calyculata	9/1	6/2	10/2	10/1	10/1	10/2	6/2	10/2
Carex globularis	10/2	10/2	10/2	10/3	10/2	10/2	6/1	5/1
Vaccinium vitis-idaea	10/2	10/1	8/1	10/1	6/1	7/1	6/1	
V. myrtillus	10/1	10/2	10/2	8/1	6/1	6/1		
Polytrichum commune	8/2	6/1	+	+	6/1	+		
Pleurozium schreberi	10/2	8/2	10/2	10/1	+	+		
Equisetum sylvaticum	6/1	6/1	+				6/1	
Oxicoccus palustris		+	6/1	8/2	6/1	5/1		10/1
Sphagnum magellanicum	+		10/3	8/2	10/3	10/2		
S. fuscum	+			+		10/3		
Calamagrostis langsdorffii							10/3	10/1
Rubus arcticus							10/1	10/1
Comarum palustre							6/+	10/+
Carex cespitosa							6/1	10/1
Spiraea salicifolia							6/1	5/+
Sphagnum centrale							10/4	
Aulacomnium palustre							10/1	
Equisetum palustre							10/1	
Menyanthes trifoliata							6/2	
Rubus saxatilis							6/1	
Juncus filiformis							6/+	
Salix myrtilloides							6/+	
Sorbus sibirica							6/+	
Rosa majalis							6/+	

когда полный онтоценогенетический цикл сообществ некоторой коренной формации включает короткопроизводную (например, лиственную) и длительнопроизводную (например, светлохвойную) стадии, отличные от коренной формации. Этим ситуациям вполне удовлетворяют типы лесных биогеоценозов или типы леса, согласно Сукачеву (1972) и Смагину (1965), если они выделяются в рамках определенного типа условий местообитания.

Большинство выделенных ассоциаций отвечает по объему типам лесных биогеоценозов, т. е. для них выполняется условие общности динамических тенденций, общности условий местообитания, сходства древостоев (не такое строгое, как для типов насаждений). Но и здесь возможны несоответствия. Например, ассоциация 1 не отвечает этим условиям — ее субассоциации имеют различные динамические тенденции и условия местопроизрастания, но субасс. 1.1 также не отвечает этим требованиям, так как в условиях поймы нижнего течения таежных рек ее сообщества сменяются сосняками группы P. climaciosa, а в условиях верхнего течения — сосняками группы P. pyrolosa. Таким образом, фитоценотическую классификацию, какая бы она ни была, нельзя однозначно интерпретировать как лесотипологическую, и фитоценотические признаки, если и необходимы для разграничения типов условий местопроизрастания и описания динамических состояний, все же явно недостаточны.

Флористические признаки, определяющие преимущественно крупные фитоценотические подразделения (секции и группы ассоциаций), в отдельных случаях позволяют разграничить типы условий местообитания, например, в сосняках P. pleuroziosa и P. hylocomiosa. Однако в группах P. pyrolosa и P. carici—sphagnosa каждая ассоциация характеризует свой тип условий местообитания, и для их выделения необходимо привлечение признаков обилия видов. Таким образом, если следовать принципам флористической синтаксономии, для лесной типологии необходимо работать на уровне субассоциаций, вариантов и фаций с учетом доминирования видов. С другой стороны, при строгой классификации по принципу доминирования мы можем ошибиться в выделении таких единиц, как P. pleuroziosa и P. hylocomiosa. Отсюда следует, что любая классификация должна быть образована на разумном сочетании этих оснований. Что касается наименования фитоценотических единиц и принципов их организации в высшие таксономические единицы, для лесной типологии это не имеет существенного значения. Если выделены типы леса, их наименование и объединение могут строиться независимо от фитоценотических единиц, а определяться традициями и удобством.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 276 с. — *Василевич В. И.* Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с. — *Колесников Б. П.* Кедровые леса Дальнего Востока // Тр. Дальневост. фил. АН СССР. Сер. ботан. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. 2 (4). 264 с. — *Кох Л. Г.* Сосновые леса правобережья Оби в пределах Томской области // Тр. НИИ биол. и биофиз. при ТГУ. 1977. Т. 8. С. 128—133. — *Крылов Г. В.* Леса Западной Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 257 с. — *Прокопьев Е. П.* Типы леса левобережной части Александровского района // Природа и экономика Александровского нефтеносного района (Томская область). Томск: Изд-во Томского гос. ун-та, 1968. С. 194—211. — *Седых В. Н., Волков И. А., Васильев С. В., Мозалевский В. Г.* Территориальные особенности размещения лесов северной части Обь-Иртышского междуречья // Возобновление и устойчивость лесов Западной Сибири. М.: Наука, 1983. С. 4—33. — *Смагин В. Н.* Леса бассейна р. Уссури. М.: Наука, 1965. 272 с. — *Соколов С. Я.* Таксономия лесных ассоциаций // Пробл. бот. 1962. Вып. 6. С. 110—123. — *Сукачев В. Н.* Основы лесной типологии и биогеоценологии // Сукачев В. Н. Избранные труды. Л.: Наука, 1972. Т. 1. 418 с.

Институт леса и древесины им. В. Н. Сукачева
Новосибирск

Получено 12 II 1988

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (471.26) : 582.542.1

© 1991 г.

З. А. Гуджинскас

ДОПОЛНЕНИЕ К АДВЕНТИВНОЙ ФЛОРЕ КАЛИНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ. СЕМЕЙСТВО *POACEAE*

Z. A. GUDZHINSKAS. THE ADDITION TO THE ADVENTIVE FLORA OF THE KALININGRAD REGION. THE *POACEAE* FAMILY

Приведены данные о 14 новых для флоры Калининградской обл. заносных видах, относящихся к 10 родам сем. *Poaceae*, из которых новыми для флоры области являются 4: *Aegilops*, *Cerathochloa*, *Panicum* и *Sorghum*; а также новые данные о распространении 4 редких заносных видов этого семейства. Перечислены их точные местонахождения, степень натурализации, данные наблюдений над образованием семян и возможностями репродукции этих видов в области.

До сих пор флора Калининградской обл. не достаточно хорошо изучена. Это касается как видового состава, так и распространения отдельных видов на ее территории. Наиболее полный список видов области был опубликован четверть века назад Е. Г. Победимовой (1956), после чего появились только отдельные небольшие сообщения, в которых приводятся данные о нахождении новых или редких видов (Андронова, Кученева, 1972, 1978; Гусев, 1974, 1980; Гуджинскас, 1990, и др.). Однако под воздействием антропогенного давления ситуация очень быстро меняется — некоторые виды исчезают или сокращается их численность, появляются новые виды в результате заноса, происходят их натурализация и распространение.

С целью наблюдений за адвентивными видами и выяснения их видового состава нами в Калининградской обл. в 1988—1989 гг. было проведено обследование железнодорожных станций, прилегающих к ним территорий и других синантропных местообитаний.

В результате исследований, проведенных в городах Гусеве, Зеленоградске, Калининграде, Нестерове, Пионерске, Светлогорске, Советске, Черняховске, в пос. Чернышевское (Нестеровский р-н) и их окрестностях, выявлен целый ряд новых видов заносных растений, уточнены распространение ранее занесенных и степень их натурализации. Собран довольно обширный гербарный материал, насчитывающий около 400 гербарных листов. Весь гербарный материал хранится в Гербарии им. П. Снарскиса Института ботаники Литовской АН в Вильнюсе (BILAS).

В настоящей статье приводятся данные о новых и о распространении ранее найденных заносных видов семейства злаковых (*Poaceae*).

Aegilops cylindrica Host. Вид распространен в Средиземноморье, на юге Средней и Восточной Европы, в Малой и Средней Азии, Иране, на Кавказе, а в качестве заносного известен и в более северных регионах (Цвелев, 1976). В соседних с Калининградской обл. регионах вид известен в Литве (Мотекайтите, 1985) и Польше (Rostański, Sowa, 1986—1987).

В настоящее время известны 3 местонахождения этого вида в области: г. Гусев, территория ж.-д. ст., на ж.-д. путях, 15 VII 1989, несколько десятков цв. и пл. экз.; г. Черняховск, территория сортировочной ж.-д. ст., на ж.-д. путях, 15 VII 1989, несколько десятков цв. и пл. экз.; Нестеровский р-н, пос. Чернышевское, на склоне ж.-д. насыпи и на ж.-д. путях, 2 IX 1989, одиночные пл. экз. Необходимо отметить, что этот вид может оказаться более широко распространенным в области, но поскольку его вегетация заканчивается рано, а большинство исследований проводилось осенью, он мог остаться незамеченным. Дает зрелые семена и может укрепляться на склонах ж.-д. насыпей, в сухих и хорошо прогреваемых местах. Заносится с зерном. Эфемерофит.

Alopecurus myosuroides Huds. Распространен в Атлантической и Средней Европе, Средиземноморье, Малой Азии, Иране, Гималаях, а в качестве заносного и в некоторых других регионах (Цвелев, 1976). На соседних с областью территориях вид известен в Литве (Мотекайтите, 1985) и Белоруссии (Вынаев, Третьяков, 1979).

В Калининградской обл. этот вид найден в 5 местонахождениях: г. Калининград, территория ж.-д. узла возле морского торгового порта, на ж.-д. линии, 16 IX 1988, несколько десятков цв. и пл. экз.; г. Калининград, ж.-д. ст. Северная, на склоне ж.-д. насыпи, 16 IX 1988, несколько цв. и пл. экз.; г. Гусев, территория ж.-д. ст., на ж.-д. линии, 15 VII 1989, несколько цв. и пл. экз.; г. Черняховск, территория сортировочной ж.-д. ст., на ж.-д. линиях, 15 VII 1989, несколько десятков цв. и пл. экз.; г. Советск, территория товарной ж.-д. ст., на распределительных путях, 9 IX 1989, несколько цв. и пл. экз. *A. myosuroides* дает большое количество семян и, возможно, на местах заноса способен размножаться. Заносится с зерном. Эфемерофит.

Bromus japonicus Thunb. Вид распространен в Средней, Атлантической, Южной и Западной Европе, Средиземноморье, Средней и Малой Азии, Иране, Китае, Японии, Монголии, а в качестве заносного во многих более северных регионах (Цвелев, 1976).

В Калининградской обл. вид найден только в одном местонахождении: г. Калининград, ж.-д. узел возле морского торгового порта, на ж.-д. насыпи, 16 IX 1988, несколько пл. и цв. экз. Заносится с зерном. Эфемерофит.

Cerathochloa carinata (Hook. et Arn.) Tutin. (*Bromus carinatus* Hook. et Arn.). Распространен в Северной Америке, а в качестве культивируемого или заносного известен в Европе (Цвелев, 1976; Smith, 1980). Имеются сведения о нахождении вида в Белоруссии (Третьяков, 1988).

В Калининградской обл. вид собран только в одном месте: г. Калининград, территория сортировочной ж.-д. ст., на ж.-д. линии, 16 IX 1988, несколько цв. и пл. экз. Заносится с зерном. Эфемерофит.

C. cathartica (Vahl.) Herter (*Bromus catharticus* Vahl.). Распространен в Южной Америке, а в качестве культивируемого или заносного и натурализовавшегося вид известен в Южной Европе (Цвелев, 1976; Smith, 1980). Этот вид, как и предыдущий, найден в Белоруссии (Третьяков, 1988).

В Калининградской обл. известно 1 местонахождение вида: г. Калининград, ж.-д. узел возле морского торгового порта, на ж.-д. линиях, 16 IX 1988, несколько десятков цв. и пл. экз. На этом же месте вид был найден и в следующем году, 12 IX 1989, одиночные цв. экз. Заносится с зерном. Эфемерофит.

Digitaria ciliaris (Retz.) Koel. Вид распространен в тропических и субтропических странах обоих полушарий. В Европе известен из Италии (Clayton, 1980), а в качестве заносного — из Великобритании (Ryves, 1974), Болгарии (Kral, 1988). В СССР вид найден на Дальнем Востоке, на Кавказе (Цвелев, 1976) и в Белоруссии (Третьяков, 1990).

В области этот вид найден в одном местонахождении: г. Калининград, территория ж.-д. узла возле морского торгового порта, на ж.-д. линиях, 16 IX 1988, несколько цв. экз. На этом же месте и в 1989 г. было найдено несколько растений *D. ciliaris*. Семенного размножения не отмечено и, по-видимому, появляется только в результате повторного заноса семян. Заносится с зерном. Эфемерофит.

Eragrostis cilianensis (All.) Vign-Lut. (*E. megastachya* (Koel.) Link.). Вид распространен на юге Европы, в Средиземноморье, Малой и Средней Азии, Иране (Цвелев, 1976).

В области выявлены 2 местонахождения этого вида: г. Калининград, территория ж.-д. узла возле морского торгового порта, на ж.-д. линиях, 16 IX 1988, несколько цв. и пл. экз.; г. Черняховск, территория сортировочной ж.-д. ст., между ж.-д. путями, 17 IX 1988, несколько цв. и пл. сильно разросшихся растений. Заносится с зерном. Эфемерофит.

Hordeum jubatum L. Распространен в Северной Америке и на Дальнем Востоке, а в качестве заносного или одичавшего распространяется в Европе (Цвелев, 1976).

В Калининградской обл. найдены 2 местонахождения этого вида: г. Черняховск, территория товарной ж.-д. ст., у площадки для разгрузки вагонов, 17 IX 1988, несколько десятков цв. и пл. экз., и 15 VII 1989, большое количество цв. растений; г. Калининград, территория ж.-д. узла возле морского торгового порта, на ж.-д. линиях, 12 IX 1989, несколько цв. и пл. экз. В Калининградской обл. *H. jubatum* явно является заносным, а не одичавшим из культуры, так как найден в местах, связанных с транспортировкой зерна и другой продукции. Дает большое количество семян, которые разносятся ветром. Можно ожидать дальнейшего распространения. Эфемерофит.

Panicum capillare L. Североамериканский вид, в качестве заносного растения распространяющийся в Европе, где в настоящее время встречается в натурализовавшемся состоянии (Clayton, 1980). В соседних с Калининградской обл. регионах вид известен в Литве (Мотекайтите, 1985), Белоруссии (Вынаев, Третьяков, 1979) и Польше (Rostański, Sowa, 1986—1987). В Калининградской обл. известны 4 местонахождения: г. Калининград, ж.-д. ст. Кутузово—Новое, на ж.-д. линиях, 16 IX 1988, несколько цв. и пл. экз.; г. Калининград, территория ж.-д. узла возле морского торгового порта, на ж.-д. линиях и насыпи, 16 IX 1988, несколько сотен цв. и пл. растений; г. Черняховск, территория сортировочной ж.-д. ст., на ж.-д. линиях и насыпи, 17 IX 1988, несколько сотен цв. и пл. растений; г. Советск, территория товарной ж.-д. ст., на ж.-д. линии у платформы для разгрузки вагонов, 9 IX 1989, несколько десятков пл. растений. При повторном обследовании в 1989 г. *P. capillare* в большом количестве был найден возле морского торгового порта в Калининграде и в Черняховске. Судя по большому количеству индивидов, обильному плодоношению и широкому распространению их в этих двух местонахождениях, можно предположить, что вид сюда занесен несколько лет назад и успешно размножается семенами. Заносится с зерном. Эфемерофит, однако можно ожидать дальнейшего распространения.

P. dichotomiflorum Michx. Североамериканский вид, распространяющийся в качестве заносного растения в Европе, на Кавказе и Дальнем Востоке (Цвелев, 1976; Clayton, 1980). В соседних с областью регионах вид найден в Литве (Гуджинскас, 1989) и Белоруссии (Третьяков, 1988).

К настоящему времени выявлены 3 местонахождения этого вида в области: г. Калининград, территория ж.-д. узла возле морского торгового порта, на ж.-д. линиях и насыпи, 16 IX 1988, ок. 30 цв. и пл. растений, и 12 IX 1989, одиночные цв. экз.; г. Черняховск, территория сортировочной ж.-д. ст., между ж.-д. линиями и на насыпи, 17 IX 1988, несколько сотен цв. и пл. растений, и 15 IX 1989, несколько сотен цв. экз.; г. Советск, территория товарной ж.-д. ст., на сортировочных ж.-д. путях, 9 IX 1989, несколько цв. и пл. экз.

Необходимо отметить, что в г. Черняховске найдено большое количество индивидов *P. dichotomiflorum* в течение 2 лет подряд. Не исключено, что этот вид здесь произрастает уже в течение нескольких лет и размножается семенами. Подтверждением этому может быть факт нахождения *P. dichotomiflorum* в местах, более удаленных от ж.-д. линий, на кучах грунта. Тем более, что этот вид в Литве, в г. Клайпеда на одном месте наблюдался в течение нескольких лет и размножался семенами. Заносится с зерном. Эфемерофит.

P. miliaceum L. s. l. Этот вид в Калининградской обл. представлен двумя подвидами — культурным subsp. *miliaceum* и диким subsp. *ruderale* (Kitag.) Tzvel.

Subsp. *miliaceum*. Родиной этого культурного растения является Центральная и Восточная Азия. Сейчас широко культивируется во всем мире (Цвелев, 1976). В Калининградской обл. появляется как заносное растение. Выявлены 3 местонахождения этого подвида: г. Калининград, ж.-д. ст. Кутузово—Новое, на ж.-д. путях, 16 IX 1988, одиночные пл. экз.; г. Гвардейск, территория ж.-д. ст., на ж.-д. насыпи, 17 IX 1989, одиночные пл. экз.; г. Зеленоградск, территория ж.-д. ст., на склонах ж.-д. насыпи, 12 IX 1989, несколько пл. экз.

Subsp. *ruderale*. Родиной этого подвида является тот же регион, что и для subsp. *miliaceum*. Subsp. *ruderale*, по-видимому, является предком культивируемого подвида, хотя некоторые авторы указывают на то, что в Европе растения, сходные с subsp. *ruderale*, могут появляться вторично из subsp. *miliaceum* в результате обратных мутаций (Цвелев, 1976; Scholz, 1983). Мы думаем, что растения, собранные в Калининградской обл., такого же происхождения. В настоящее время этот подвид распространяется во многих странах Южной и Средней Европы (Scholz, 1983; Melzer, 1988).

В области выявлены 4 местонахождения данного подвида: г. Калининград, территория ж.-д. узла возле морского торгового порта, на ж.-д. насыпи, 16 IX 1988, несколько сотен пл. растений; г. Гусев, территория ж.-д. ст., на ж.-д. насыпи, 16 VII 1989, несколько десятков цв. экз.; г. Черняховск, территория сортировочной ж.-д. ст., на ж.-д. путях, 15 VII 1989, несколько десятков цв. и пл. растений; Нестеровский р-н, пос. Чернышевское, на ж.-д. насыпи, 2 IX 1989, несколько десятков цв. экз.

Subsp. *ruderale* во всех случаях произрастает в большем количестве по сравнению с subsp. *miliaceum*, и иногда образует небольшие заросли, тогда как культурный подвид произрастает диффузно и одиночными индивидами. Заносятся с зерном. Эфемерофиты.

Setaria faberi Herrm. Вид распространен в Японии и Китае, а в качестве заносного сорного растения — во многих других внетропических странах (Цвелев, 1976). В настоящее время наблюдается интенсивный занос вида в европейские страны: Финляндию (Suominen, 1979), Чехо-Словакию (Jehlik, 1978), Польшу (Jehlik, Misiewicz, 1982), Белоруссию (Третьяков, 1988) и др.

В Калининградской обл. вид найден в 2 местах: г. Калининград, территория ж.-д. узла возле морского торгового порта, на ж.-д. насыпи, 16 IX 1988, несколько десятков цв. экз., и 12 IX 1989, несколько цв. экз.; г. Калининград, ж.-д. ст. Кутузово—Новое, на распределительных ж.-д. путях, 12 IX 1989, несколько вег. и цв. экз. Заносится с зерном. Эфемерофит.

S. verticillata (L.) Beauv. Вид распространен в Атлантической и Средней Европе, Средиземноморье, Малой Азии, Иране, Гималаях, Северной Африке. В более северных регионах вид встречается в качестве заносного или археофита (Цвелев, 1976).

В области выявлены 2 местонахождения этого вида: г. Калининград, ж.-д. ст. Кутузово—Новое, на ж.-д. линии, 16 IX 1988, одиночные цв. экз.; г. Черняховск, территория сортировочной ж.-д. ст., между ж.-д. путями, 17 IX 1988, несколько цв. и пл. экз. Заносится с зерном. Эфемерофит.

Sorghum halepense (L.) Pers. Распространен в Средиземноморье, Атлантической и Средней Европе, Малой, Южной и Центральной Азии, на Кавказе (Цвелев, 1976).

В области вид найден в одном местонахождении: г. Калининград, территория сортировочной ж.-д. ст., между ж.-д. путями, 12 IX 1989, одиночные вег. и цв. экз. Ввиду того что *S. halepense* является многолетним корнеотпрысковым растением, на местах заноса может произрастать более длительное время. Заносится с зерном. Эфемерофит.

Кроме вышеуказанных новых для флоры Калининградской обл. видов, выявлены новые местонахождения ранее занесенных более редких видов сем. *Poaceae*.

Anisantha sterilis (L.) Nevski. Для флоры области этот вид ранее приводился из Калининградского, Гвардейского, Черняховского, Гусевского, Озерского и Правдинского районов (Победимова, 1956), но без указания более точных местонахождений. Нами этот вид был найден в 4 местонахождениях: г. Калининград, между ж.-д. станциями Северная и Кутузово—Новое, на ж.-д. насыпи, 16 IX 1988, одиночные цв. и пл. экз.; г. Калининград, ж.-д. узел возле морского торгового порта, на ж.-д. путях, 16 IX 1988, несколько цв. и пл. экз.; г. Черняховск, территория сортировочной ж.-д. ст., на ж.-д. путях, 15 VII 1989, одиночные цв. экз.; г. Гусев, территория ж.-д. ст., на ж.-д. путях, 15 VII 1989, 2 пл. экз. По-видимому, в области является заносным и довольно редким, хотя в списке Победимовой (1956) на это не указано. Заносится с зерном. Эфемерофит.

Digitaria sanguinalis (L.) Scop. Ранее приводился из Полесского и Железнодорожного (теперь Правдинский) районов (Победимова, 1956), но без указания точных местонахождений. В результате исследований вид найден еще в 3 местах: г. Черняховск, территория сортировочной ж.-д. ст., на ж.-д. насыпи, 17 IX 1988, несколько цв. экз.; г. Советск, территория товарной ж.-д. ст., у платформы для разгрузки вагонов, 9 IX 1989, одиночные цв. и пл. экз.; г. Калининград, территория ж.-д. узла возле морского торгового порта, на ж.-д. линии, 12 IX 1989, несколько цв. и пл. экз. Заносится с зерном. Эфемерофит.

Eragrostis minor Host. Этот вид для флоры области впервые приведен Ю. Д. Гусевым (1974) из 2 местонахождений: города Нестеров и Черняховск. Нами найдены следующие местонахождения: Нестеровский р-н, пос. Чернышевское, на ж.-д. насыпи, 25 VIII 1988, несколько сотен цв. и пл. растений; г. Калининград, ж.-д. узел возле морского торгового порта, на ж.-д. насыпи, 16 IX 1988, большое количество цв. и пл. индивидов; г. Гвардейск, территория ж.-д. ст., на ж.-д. насыпи, 17 IX 1988, большое количество цв. и пл. экз.; г. Советск, территория товарной ж.-д. ст., на ж.-д. насыпи, 9 IX 1989, несколько сотен пл. экз. Вид укрепился в рудеральных местообитаниях, иногда образует большие, почти чистые заросли. Эпоекофит.

Hordeum murinum L. s. l. Ранее в области этот вид был известен только из Калининграда (Победимова, 1956). В настоящее время выявлено еще 1 местонахождение: г. Гусев, территория ж.-д. ст., на ж.-д. линии, у платформы для разгрузки вагонов, 15 VII 1989, одиночный цв. и пл. экз. Заносится с зерном. Эфемерофит.

Таким образом, флора Калининградской обл. пополнилась 14 новыми заносными видами злаков. Большинство из этих видов появляются только как эфемерофиты и не способны укрепиться. Однако некоторые виды, такие как *Aegilops cylindrica, Panicum capillare, P. dichotomiflorum, P. miliaceum* subsp. *ruderale*, проявляют способность размножаться семенами. Необходимы дальнейшие наблюдения над этими видами. Один вид — *Eragrostis minor*, впервые найденный в области в 1972 г. (Гусев, 1974), можно считать укрепившимся в рудеральных местообитаниях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андронова Н. Н., Кученева Г. Г. Заметки к флоре Калининградской области // Записки Калининградского отдела Географического общества. 1972. Вып. 1. С. 105—110. — *Андронова Н. Н., Кученева Г. Г.* Локальное местообитание *Ornithopus perpusillus* L. в Калининградской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83, № 1. С. 134—135. — *Вынаев Г. В., Третьяков Д. И.* О классификации антропофитов и новых для флоры БССР индуцированных видов растений // Ботаника. Исследования. 1979. Вып. 21. С. 62—74. — *Гуджинскас З. А.* Новые для флоры Литвы адвентивные виды растений // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 10. С. 1499—1504. — *Гуджинскас З. А.* Род *Sida* (*Malvaceae*) во флоре СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 11. С. 1595—1597. — *Гусев Ю. Д.* Новые данные по адвентивной флоре Калининградской области // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 10. С. 1458—1460. — *Гусев Ю. Д.* Новые сведения по адвентивной флоре разных областей таежной зоны европейской части СССР // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 2. С. 249—255. — *Мотекайтите В. П.* О новых и редких рудеральных видах Литовской ССР // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 10. С. 1410—1414. — *Победимова Е. Г.* Состав, распространение по районам и хозяйственное значение флоры Калининградской области // Геоботаника. 1956. Вып. 10. С. 225—329. — *Третьяков Д. И.* Новые заносные виды растений во флоре Белоруссии // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 6. С. 903—910. — *Третьяков Д. И.* Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Белоруссии // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 2. С. 255—266. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Clayton W. D.* Tribe *Paniceae* R. Br. // Flora Europaea. Cambridge: Univ. Press, 1980. Vol. 5. P. 182—189. — *Jehlik V.* Über die fortschreitende Naturalization der Art *Setaria faberi* Herrman in der Tschechoslovakei // Acta Botanica Slovaca Acad. Sc. Slov. Ser. A. 1978. N 3. P. 57—64. — *Jehlik V., Misiewicz J. Setaria faberi* w Polsce // Fragmenta floristica et geobotanica. 1982 (1984). Vol. 28, N 2. P. 111—115. — *Kral M.* Contribution to the flora of Bulgaria. II // Preslia. 1988. Vol. 10. P. 35—48. — *Melzer H.* Über *Chorispora tenella*, einen südosteuropäisch—asiatischen Kreuzblüter, *Viola cuculata*, das Amerikanische Veilchen, und andere Pflanzenfunde in Kärnten // Carinthia II. 1988. Vol. 178. P. 561—566. — *Rostański K., Sowa R.* Alfabeticzny wykaz efemerofitów Polski // Fragmenta floristica et geobotanica. 1986—1987. Vol. 31—32, N 1—2. P. 151—205. — *Ryves T. B.* An interm list of the wool-alien grasses from Blackmoor, North Hants, 1969—1972 // Watsonia. 1974. Vol. 10. P. 35—46. — *Scholz H.* Die Unkraut—Hirse (*Panicum miliaceum* subsp. *ruderale*) — neue Tatsachen un Befunde // Plant Systematics and Evolution. 1983. Vol. 143. P. 233—244. — *Smith P. M.* Tribe *Bromeae* Dum. // Flora Europaea. Cambridge: Univ. Press, 1980. Vol. 5. P. 182—189. — *Suominen J.* The grain immigrant flora of Finland // Acta botanica Fennica. 1979. Vol. 111. P. 1—108.

Институт ботаники Литовской Академии наук
Вильнюс

Получено 25 III 1991

УДК 581.9 (477) © Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 10

С. Л. Мосякин

RUMEX TRIANGULIVALVIS (*POLYGONACEAE*) — НОВЫЙ АДВЕНТИВНЫЙ ВИД ФЛОРЫ УКРАИНЫ

S. L. MOSYAKIN. *RUMEX TRIANGULIVALVIS* (*POLYGONACEAE*), A NEW ADVENTIVE SPECIES OF THE UKRAINIAN FLORA

Североамериканский адвентивный вид *Rumex triangulivalvis* обнаружен в 2 местонахождениях в Киеве. Это первая находка данного вида на Украине. Обсуждается распространение *R. triangulivalvis* в европейской части СССР. Секция *Axillares* повышена в ранге до подрода.

Во время детального обследования адвентивной флоры Киева в 1990 г. автор данной статьи обнаружил и идентифицировал новый для флоры Украины североамериканский адвентивный вид *Rumex triangulivalvis* (Danser) Rech. fil. Это определение подтвердил Н. Н. Цвелев, за что автор выражает ему искреннюю признательность.

R. triangulivalvis принадлежит к весьма своеобразной секции *Axillares* Rech. fil. Во флоре СССР эта группа представлена лишь 2 аборигенными видами — *R. sibiricus* Hulten и близким к нему *R. hultenii* Tzvel., которые встречаются в Сибири (преимущественно Восточной) и на Дальнем Востоке (Лозина-Лозинская, 1936; Цвелев, 1987, 1989). Большинство представителей группы *Axillares* распространены в Америке. Для Северной Америки монограф рода K. H. Rechinger (1937, 1990) приводит 20 эндемичных видов, из которых, по его мнению, в Евразию заходит лишь *R. sibiricus*. По мнению Н. Н. Цвелева (1987, 1989), *R. sibiricus* s. str. в Северной Америке не встречается, замещаясь на северо-западе данной территории близким видом *R. hultenii*.

Для Южной Америки ранее приводили 5 эндемичных видов, однако последняя детальная таксономическая обработка (Rechinger, 1990) позволила увеличить это число до 15 видов. Кроме того, 4 вида данной группы приводятся для Центральной (*R. ruwenzoriensis* Chiov.) и Южной Африки (*R. lanceolatus* Thunb., *R. spathulatus* Thunb., *R. rhodesius* Rech. fil.); 3 близкородственных вида (*R. giganteus* Ait., *R. albescens* Hildebr., *R. skottsbergii* O. et I. Degener) встречаются на Гавайских островах; географически изолированный вид *R. yungningensis* Samuelsson был описан из Юго-Западного Китая. На островах Южной Атлантики (в частности, Тристан-да-Кунья) встречается эндемичный вид *R. frutescens* Du Petit Thouars, который весьма близок к южноамериканскому виду *R. cuneifolius* Campd. В Европе аборигенные виды группы *Axillares* отсутствуют. Приведенные выше данные о распространении видов этой группы основываются главным образом на работах K. H. Rechinger (1937, 1949, 1984, 1990 и др.).

Виды секции *Axillares* характеризуются рядом своеобразных признаков, которые позволяют довольно четко отграничить их от видов секции *Rumex* (Rechinger, 1937, 1990). В частности, для представителей группы *Axillares* характерны отсутствие или значительное недоразвитие розетки листьев в основании стебля, образование латеральных пазушных побегов с хорошо развитыми соцветиями (причем эти побеги во многих случаях превышают основной стебель, который часто отмирает либо остается недоразвитым). Весьма характерна также тенденция к образованию однополых цветков в пределах одного соцветия. Существуют заметные различия и в репродуктивной стратегии. Гибриды между видами секции *Rumex* образуются в природе довольно часто и относительно легко узнаются. Как правило, они либо стерильны, либо их фертильность значительно снижена, что отражается и на морфологии соцветия. В отличие от них гибриды между видами группы *Axillares* в природе практически не отмечались.

В то же время гибриды, полученные в условиях культуры, обладают высокой степенью фертильности, почти не отличаясь в этом отношении от родительских видов (Sarkar, 1958). N. M. Sarkar (1958) предположила, что отсутствие указаний на нахождение гибридов в природе может быть объяснено тем обстоятельством, что эти спонтанные гибриды мало чем отличаются по своей фертильности от родительских видов, а вследствие этого не привлекают внимания исследователей. K. H. Rechinger (1990) склонен полагать, что указанные особенности являются характерной чертой репродуктивной биологии данной группы. В то же время он отмечает, что межсекционные гибриды между представителями секций *Rumex* и *Axillares* образуются крайне редко и характеризуются высокой степенью стерильности.

Таким образом, различия между группами *Axillares* и *Rumex* s. str. (принимаемыми ранее в ранге секций) охватывают особенности биоморфологии, морфологии генеративных органов, а также репродуктивную биологию. Учитывая эти различия, а также то обстоятельство, что в настоящее время наблюдается четкая тенденция к повышению ранга подродов рода *Rumex* L. s. l. до уровня самостоятельных родов (*Acetosa* Mill., *Acetosella* (Meissn.) Fourr., *Rumex* s. str., и т. д.), нам представляется целесообразным рассматривать группу *Axillares* в ранге подрода рода *Rumex* при узком понимании последнего.

Rumex* L. subgen. *Aximex [1] **Mosyakin subgen. nov.** — *Rumex* sect. *Axillares* Rech. fil. 1937, Publ. Field Mus. Nat. Hist. (Chicago), Bot. ser. 17 : 6.

Вероятно, выделенные в составе этого подрода подсекции следует повысить в ранге до секций, однако данный вопрос требует дополнительного обсуждения.

Из видов группы *R. salicifolius* Weinm. s. l. в Северной Америке наиболее широко распространен *R. triangulivalvis* (Rechinger, 1937; Sarkar, 1958; Mitchell, Dean, 1978; Crompton et al., 1988, и др.). Некоторые авторы (Boivin, 1969, и др.) понимают *R. salicifolius* весьма широко, включая в состав этого вида *R. mexicanus* Meisn., *R. triangulivalvis, R. sibiricus, R. subarcticus* Lepage. Однако, как показали детальные таксономические (в том числе цитотаксономические) исследования (Rechinger, 1937; Sarkar, 1958), предпочтительнее более дробная трактовка видов этого комплекса.

Как уже упоминалось выше, в Европе аборигенные виды подрода *Aximex* отсутствуют. Однако здесь известны 3 адвентивных вида — североамериканские *R. triangulivalvis, R. altissimus* Wood и южноамериканский *R. cuneifolius* Campd. (*R. frutescens* auct., non Thouars). 2 последних вида в Европе распространены локально и приводились главным образом для Великобритании (Lousley, 1953; Rechinger, 1964, 1981, 1990). Кроме того, *R. cuneifolius* приводился под названием «*R. frutescens*» для Дании и Франции в качестве натурализовавшегося вида (Rechinger, 1964; Kerguélen, 1987, и др.). *R. triangulivalvis* встречается в качестве адвентивного вида во многих странах Европы. В частности, он приводится для Германии, Чехо-Словакии, Норвегии (карта местонахождений в этих странах приведена в Atlas Florae Europaeae, 1979), отмечается также для Австрии, Бельгии, Голландии, Великобритании, Дании, Исландии, Швеции, Франции, Финляндии (Danser, 1926; Rechinger, 1964; Sukopp, Scholz, 1965; Kääntönen, 1976; Suominen, 1979; Kerguélen, 1987; Dostál, 1989, и др.).

В настоящее время *R. triangulivalvis* известен из ряда местонахождений на территории европейской части СССР. В начале 30-х годов К. Старц (Starcs, 1936) привел данный вид под названием *R. salicifolius* subsp. *triangulivalvis* Danser для 2 пунктов на территории Латвии. В дальнейшем вид приводился под названием *R. salicifolius* s. l. (Табака и др., 1982), причем сообщалось, что гербарных подтверждений указания К. Старца не имеется. В 1960 г. *R. triangulivalvis* в Риге повторно собрал А. А. Шулц (Табака и др., 1988). Н. Н. Цвелев (1977) обнаружил данный вид в Ленинградской обл. и дал подробное описание находки. В дальнейшем появились новые данные о распространении *R. triangulivalvis* в Москве, Прибалтике, Удмуртии (Бородина, 1979; Игнатов, Макаров, 1984; Пузырев, 1985, 1989; Туганаев, Пузырев, 1988; Игнатов и др., 1990). Очевидно, данный вид имеет все возможности для успешной натурализации во многих регионах европейской части СССР, однако для Украины он до последнего времени еще не приводился.

---

[1] Название подрода образовано путем комбинации начальной и конечной частей названий *Axillares* и *Rumex*.

В Киеве *R. triangulivalvis* обнаружен в двух местонахождениях: ж.-д. ст. Киев—Петровка, вдоль ж.-д. путей на сортировочном участке станции, ок. 20 экз., 18 V 1990, 21 V 1990, 29 V 1990; в окр. ж.-д. ст. Киев—Волынский (Пост—Волынский), вдоль ж.-д. путей на местах отстоя товарных и пассажирских составов, а также в придорожных кюветах и зарослях *Acer negundo* L., местами совместно с *Solidago canadensis* L. и *Impatiens glandulifera* Royle, в довольно большом количестве, 19 VII 1990. В первом местонахождении часть растений была скошена при санитарной обработке путей с целью борьбы с карантинным видом *Ambrosia artemisiifolia* L. Поэтому стадии нормального плодоношения в 1990 г. здесь достигли только 5 растений. Во втором местонахождении все растения нормально развивались и плодоносили, производя впечатления вполне натурализовавшихся.

На наш взгляд, следует ожидать новых находок *R. triangulivalvis* на Украине. Вполне возможно, что вскоре данный вид войдет в состав нарушенных полуестественных и даже естественных растительных группировок, выйдет на речные песчаные отмели и освоит довольно широкий спектр рудеральных местообитаний. В этом отношении он, очевидно, мало чем будет отличаться от таких североамериканских видов, как *Bidens frondosa* L., *Epilobium ciliatum* Rafin. (*E. adenocaulon* Hausskn.), *Solidago canadensis* L., *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et Gray, которые уже давно стали на Украине типичными агриофитами.

Собранные автором образцы *R. triangulivalvis* хранятся в гербарии Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР (KW), дублетные экземпляры переданы в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) и Главного ботанического сада АН СССР (MHA).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бородина А. Е. О видах рода *Rumex* L. европейской части СССР. 3. Subgen. *Rumex* // Нов. сист. высш. раст. Л., 1979. Т. 16. С. 96—114. — *Игнатов М. С., Макаров В. В.* Новости адвентивной флоры Московской области // Бюл. Главн. ботан. сада. М., 1984. Вып. 132. С. 49—51. — *Игнатов М. С., Макаров В. В., Чичев А. В.* Конспект флоры адвентивных растений Московской области // Флористические исследования в Московской области. М.: Наука, 1990. С. 5—105. — *Лозина-Лозинская А. С.* Род Щавель — *Rumex* L. // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 5. С. 444—482. — *Пузырев А. Н.* Дополнение к адвентивной флоре Удмуртии // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 2. С. 268—271. — *Пузырев А. Н.* Новые и редкие адвентивные растения Удмуртии (по исследованиям 1981—1986 гг.) // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 5. С. 761—765. — *Табака Л., Гаврилова Г., Фатаре И.* Флора сосудистых растений Латвийской ССР. Рига: Зинатне, 1988. 195 с. — *Табака Л. В., Клявиня Г. Б., Фатаре И. Я.* и др. Флора и растительность Латвийской ССР: юго-восточный геоботанический район. Рига: Зинатне, 1982. 196 с. — *Туганаев В. В., Пузырев А. Н.* Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. Свердловск: Изд-во Урал. гос. ун-та, 1988. 128 с. — *Цвелев Н. Н.* О некоторых адвентивных растениях Ленинградской области // Нов. сист. высш. раст. Л., 1977. Т. 14. С. 244—255. — *Цвелев Н. Н.* Заметки о *Polygonaceae* во флоре Дальнего Востока // Нов. сист. высш. раст. Л., 1987. Т. 24. С. 72—79. — *Цвелев Н. Н.* Сем. Гречиховые — *Polygonaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1989. Т. 4. С. 25—122. — *Atlas* Florae Europaeae. Distribution of vascular plants in Europe / Ed. J. Jalas, J. Suominen. Helsinki, 1979. Vol. 4. *Polygonaceae*. 71 p. — *Boivin B.* Flora of the Prairie Provinces. A handbook to the flora of the provinces of Manitoba, Saskatchewan and Alberta. Part 2 // Provancheria. 1969. Vol. 3. 185 p. (Repr. from Phytologia. Vol. 16—18. 1968—1969). — *Crompton C. W., McNeill J., Stahevitch A. E., Wojtas W. A.* Preliminary inventory of Canadian weeds. Ottava, 1988. 292 p. — *Danser B. H.* Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Rumex* // Nederl. Kruidkundig Arch. 1926 (1925). T. 36. P. 414—484. — *Dostál J.* Nová květena CSSR. Praha: Academia, 1989. Vol. 1. 758 + viii p. — *Kääntönen M.* Notes on the establishment and survival of some adventive plants in the Tampere Region (S. Finland) // Memoranda Soc. pro Fauna et Flora Fennica. 1976. Vol. 52. P. 15—18. — *Kerguélen M.* (coll. G. Bosc et J. Lambinon). Données taxonomiques, nomenclaturales et chorologiques pour une révision de la flore de France // Lejeunia. Nouv. sér. 1987. N 120. 264 p. — *Lousley J. E.* *Rumex cuneifolius* and a new hybrid // Watsonia (UK). 1953. Vol. 2. P. 394—397. — *Mitchell R. S., Dean J. K.* *Polygonaceae* (Buckwheat family) of New York State (Contribution to a flora of N. Y. State. 1) // N. Y. State Museum Bulletin N 431. Albany (New York). 1978. 79 p. — *Rechinger K. H.* The North American species of *Rumex* // Publ. Field Mus. Nat. Hist. (Chicago). Bot. ser. 1937. Vol. 17. P. 1—151. — *Rechinger K. H.* Rumices asiatici // Candollea. 1949. Vol. 12. P. 9—152. — *Rechinger K. H.* *Rumex* L. // Flora Europaea. Cambridge: Univ. Press, 1964. Vol. 1. P. 82—89. — *Rechinger K. H.* *Rumex* L. // Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. 3 Aufl. Berlin; Hamburg: Parey, 1981. Bd 3, T. 1. S. 353—400. — *Rechinger K. H.* *Rumex* (*Polygonaceae*) in Australia: a reconsideration // Nuytsia. 1984. Vol. 5. P. 75—122. — *Rechinger K. H.* *Rumex* subgen. *Rumex* sect. *Axillares* (*Polygonaceae*) in South America // Plant Syst. Evol. 1990. Vol. 172, N 1—4. P. 151—192. — *Sarkar N. M.* Cytotaxonomic studies on *Rumex* sect. *Axillares* // Canad. J. Bot. 1958. Vol. 36. P. 947—996. — *Starcs K.* Beiträge zur Kenntnis der Verbreitung und Formenkreise der Dicotyledonen Lettlands. 1. *Salicaceae* — *Papaveraceae* // Acta Horti Bot. Univ. Latv. 1936 (1934—1935). Vol. 9—10. S. 101—142. — *Sukopp H., Scholz H.* Neue Untersuchungen über *Rumex triangulivalvis* (Danser) Rech. f. in Deutschland // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1965. Bd 78. S. 455—465. — *Suominen J.* The grain immigrant flora of Finland // Acta Bot. Fennica. 1979. Vol. 111. P. 1—108.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР
Киев

Получено 12 III 1991

УДК 581.9 (571.6)
© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 10

Т. И. Нечаева

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В БАССЕЙНЕ РЕКИ АМУР

T. I. NECHAEVA. FLORISTIC FINDINGS IN THE AMUR RIVER BASIN

Сообщается о находке 11 видов растений, не отмеченных ранее для бассейна Среднего Амура.

В конце мая—начале июня 1990 г. автору статьи довелось познакомиться с флорой Среднего Амура в юго-западной части Хабаровского края, до сих пор мало охваченной флористическими исследованиями. В результате обработки наших сборов выявлен ряд видов, не отмечавшихся ранее для данного региона (Ворошилов, 1982, 1985; Сосудистые растения советского Дальнего Востока, 1985, 1987, 1988, 1989). Перечень их приводим ниже.

Alopecurus pratensis L. Пос. Кульдур, на сыром участке у дороги, 6 VI 1990. Опр. Н. С. Пробатова. Известен был из Приморья, Верхнего и Нижнего Амура, Сахалина и Камчатки. Заносный вид.

Armoracia rusticana Gaertn., Mey. et Scherb. Пос. Кульдур, на выгоне, 28 V 1990, один экземпляр; Хабаровск, на сорном месте возле ж.-д. вокзала, 12 VI 1990. Ранее был известен из Приморья, Камчатки, Сахалина и Курильских о-вов.

Cerasus tomentosa (Thunb.) Wall. Обнаружен крупный куст на ж.-д. насыпи на ст. Известковая, 2 VI 1990, по-видимому, выросший из потерянных семян.

Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvorts. Обнаружен единственный экземпляр до 20 см выс. на ж.-д. путях в пос. Кульдур, 29 V 1990. Бесспорно, заносный, появившийся здесь самосевом. Отмечался для Приморья, Верхнего и Нижнего Амура, Охотии, Камчатки и Сахалина.

Malva mauritiana L. Г. Биробиджан, у дороги, 20 VIII 1990, Г. Шульгина. Отмечался для Верхнего Амура, Приморья и Сахалина. Все представители сем. *Malvaceae* — заносные на Дальнем Востоке.

Poa trivialis L. Пос. Кульдур, на пустыре у водолечебницы, близ реки, 1 VI 1990. Редок. Известен был в качестве заносного растения из Приморья, Верхнего Амура, Камчатки и Сахалина.

Potentilla flagellaris Willd. ex Schlecht. Обнаружен в большом количестве на ж.-д. насыпи в пос. Известковый, 2 VI 1990. Известен из Приморья и Верхнего Амура.

Primula fistulosa Turkev. Собран на болоте близ ж. д. в пос. Известковый, 2 VI 1990. Ранее был известен из Верхнего Амура и Приморья. Возможно, редкий аборигенный вид.

Rumex aquaticus L. Пос. Кульдур, на пустыре, 6 VI 1990; на сыром участке близ водолечебницы, 10 VI 1990. На территории в несколько квадратных метров обнаружена популяция хорошо цветущих и плодоносящих растений. По нашему мнению, они носят адвентивный характер.

Salix integra Thunb. Пос. Кульдур, у дороги, ведущей к водолечебнице, 29 V 1990; на берегу озера близ ж. д., 10 VI 1990. Обнаружены крупные деревья, что, по-видимому, свидетельствует о естественном произрастании их на данной территории. Ранее отмечался для Приморья и Верхнего Амура.

Thlaspi arvense L. Окр. г. Биробиджана, на ж.-д. насыпи, 10 IX 1989, Г. Шульгина. Отмечался для Приморья, Верхнего и Нижнего Амура, Охотии, Камчатки и Сахалина. Собранные экземпляры хорошо плодоносили. Есть вероятность распространения этого заносного растения в дальнейшем естественным путем.

Цитируемые образцы переданы в Гербарий Московского государственного университета (MW).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 674 с. — *Ворошилов В. Н.* Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М.: Наука, 1985. С. 139—200. — *Сосудистые* растения советского Дальнего Востока / Под ред. С. С. Харкевича. Л.: Наука, 1985. Т. 1. 398 с.; 1987. Т. 2. 445 с.; 1988. Т. 3. 420 с.; 1989. Т. 4. 380 с.

Дальневосточный государственный университет
Владивосток

Получено 19 XII 1990

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92:581.5 (47+57)

© 1991 г.

К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ ПРОФЕССОРА В. В. РЕВЕРДАТТО

A. V. POLOZHY. TO THE CENTENARY FROM BIRTH OF THE PROFESSOR V. V. REVERDATTO

В июне 1991 г. исполнилось 100 лет со дня рождения известного сибирского ботаника, доктора биологических наук, профессора, заслуженного деятеля науки РСФСР, лауреата Государственной премии Виктора Владимировича Ревердатто.

В. В. Ревердатто окончил в 1917 г. химический факультет Томского технологического института. Уже в студенческие годы он проявлял большой интерес к изучению растительного мира, стал учеником основоположника ботанических исследований в Сибири П. Н. Крылова. В Гербарии Томского университета В. В. прошел ботаническую школу и в этой науке нашел свое призвание.

В 1921 г. В. В. Ревердатто по рекомендации П. Н. Крылова был принят в Томский университет в качестве ассистента кафедры ботаники. С этого времени начался его быстрый рост как специалиста-ботаника и педагога. Со свойственной ему энергией и увлеченностью он углубляет свои знания в области биологии, изучает геологию, климатологию, почвоведение; вместе со своим учителем активно занимается изучением флоры Сибири. Все больший интерес начинает проявлять В. В. к исследованию растительных сообществ, их структуры, эколого-географического распределения, динамики. Разрабатывает новые понятия и методики зарождающейся в те годы науки геоботаники. Молодой ученый убедительно доказывает необходимость подготовки кадров геоботаников в Сибири и добивается открытия в 1925 г. кафедры геоботаники в Томском университете, которую он возглавлял много лет.

В 30-е годы особенно ярко проявляется талант В. В. Ревердатто как ученого и организатора науки. Со своими учениками, привлекая специалистов смежных областей, он организует детальные геоботанические исследования на обширных пространствах Сибири, которые имели в то время большое практическое значение для развития сельского хозяйства. Программы и методики этих исследований были тщательно продуманы и через ряд лет позволили собрать богатейшие материалы для теоретических обобщений и крупномасштабного картирования растительности Сибири. В. В. Ревердатто разработал принципы дробного ботанико-географического районирования южной Сибири и составил подробное описание каждого района (В. В. Ревердатто. Растительность Сибири. 1931 г.).

Особое внимание уделял В. В. изучению флоры и растительности Приенисейской Сибири (Красноярский край). Многие годы он систематически организовывал и лично проводил экспедиционные исследования в разных районах Красноярского края. Его маршруты прошли от арктической приенисейской тундры до высокогорий Саян, но наиболее детально были исследованы островные приенисейские степи.

Трудами Ревердатто и его учеников в Гербарии Томского университета создан отдел приенисейской флоры, богатые коллекции которого позволили приступить к составлению «Флоры Красноярского края» — первой флористической сводки по обширной территории Средней Сибири от полуострова Таймыр до высокогорий

Саян. Этой работой ряд лет руководил В. В. Сам он занимался в основном обработкой злаков и лютиковых, описал 27 новых для науки видов.

Своеобразие флористического состава, географических связей ряда видов флоры Хакасских степей привлекли внимание Ревердатто к изучению флорогенеза на территории Приенисейской Сибири. Он обнаружил значительное количество ледниковых реликтов в степях Хакасии, убедительно обосновал вероятность существования в Сибири в начале голоцена криоксеротического периода и впервые выделил группу перигляциально-степных реликтов. Его работа «Основные моменты развития послетретичной флоры Средней Сибири» вызвала большой интерес и широкую дискуссию в кругах ботаников.

Проблема генезиса флоры на территории Сибири начиная с 1940 г. находится в центре научных интересов В. В. Ревердатто. Он внес в ее разработку много нового.

Однако наступившая Великая Отечественная война поставила другие задачи перед сибирскими ботаниками. Особенно актуальной стала проблема поиска новых источников растительного лекарственного сырья в Сибири. Ревердатто возглавил комплексные поисковые исследования. Отличное знание флоры Сибири, а также филогении и органической химии позволяли ему прогнозировать направления поисков. За успешное выполнение этой ответственной работы в предельно короткий срок группа ученых, в их числе В. В. Ревердатто, была награждена Государственной премией.

В послевоенные годы Виктор Владимирович вновь с увлечением занялся систематикой злаков и вопросами истории флоры, опубликовал ряд статей и крупную обобщающую работу «Ледниковые и степные реликты во флоре Средней Сибири в связи с историей флоры» (1960).

В. В. Ревердатто любил преподавательскую деятельность, много работал со студентами, был хорошим педагогом. Им подготовлены многочисленные специалисты геоботаники, флористы, ресурсоведы, из них 20 кандидатов и 5 докторов биологических наук.

Много лет он выполнял административные обязанности — дважды избирался деканом биологического факультета, был проректором Томского государственного университета (ТГУ) по научной работе, директором Биологического института при ТГУ, директором Медико-биологического института Западно-Сибирского филиала АН СССР. И на административных постах он проявлял себя как энергичный, умелый, объективный руководитель.

До последних лет жизни Виктор Владимирович активно и увлеченно занимался любимой наукой, редактировал многие монографии, консультировал молодых специалистов.

Научное наследие В. В. Ревердатто широко используется следующими поколениями ботаников. По решению Томского отделения ВБО подготовлен к печати и скоро выйдет в свет сборник избранных трудов В. В. Ревердатто.

А. В. Положий.

Томское отделение ВБО

Получено 22 V 1991

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (55)

© 1991 г.

Flora Iranica. Flora des Iranischen Hochlandes und der Umrahmenden Gebirge Persien, Afghanistan, Teile von West-Pakistan, Nord-Iraq, Azerbaidjan, Turkmenistan. *Liliaceae.* II. Auctoribus K. H. Rechinger (Wien), K. Browicz (Kornik), K. Persson (Göteborg), Per Wendelbo (Bergen) / Chef-redacteur K. H. Rechinger. — Graz—Austria: Akademische Druck.-u. Verlagsanstalt, 1990. Lfg. 165. 194 S., 180 T. **(Флора Ирана / Гл. ред. К. Х. Рехингер. 1990. Вып. 165. 194 с., 180 табл.)**

E. V. MORDAK. (*A REVIEW*). THE FLORA OF IRAN. N 165, 1990

В предисловии к рецензируемому выпуску сообщается, что P. Wendelbo имел намерение обработать для «Flora Iranica» все *Liliiflorae.* Благодаря своим многочисленным поездкам по Ирану и Афганистану, особенно во время своего пребывания в качестве научного консультанта в Ботаническом саду Ariamehr в Тегеране, он имел возможность изучать многочисленные виды в природе и культуре. Его обработки для «Flora Iranica» *Amaryllidaceae* (Lfg. 67, 1970), *Alliaceae* (Lfg. 76, 1971), *Iridaceae* (Lfg. 112, 1975) и *Liliaceae* I. *Asphodeloideae* (Lfg. 151, 1982) можно рассматривать в качестве региональных монографий. После трагической кончины Wendelbo 25 сентября 1981 г. выяснилось, что для *Liliaceae*, представленных в рассматриваемом выпуске, имеются более или менее законченные рукописи по десяти небольшим родам (*Alrawia* (Wendelbo) K. Persson et Wendelbo, *Bellevalia* Lapeyr., *Danaë* Medik., *Dipcadi* Medik., *Hyacinthella* Schur, *Hyacinthus* L., *Notholirion* Wall. ex Boiss., *Polygonatum* Mill., *Ruscus* L., *Trillium* L.). За этими родами оставлено авторство Wendelbo. По родам *Gagea* Salisb. и *Scilla* L. после Wendelbo остались лишь фрагменты его обработок, поэтому авторство здесь совместное — Wendelbo и Rechinger. Род *Colchicum* L. (он выйдет отдельным выпуском позднее) согласилась обработать K. Persson, а род *Asparagus* L. — K. Browicz. Для *Fritillaria* L. Rechinger использовал работы E. M. Rix (1974, 1977),[1] а для *Scilla* — работы F. Speta (1975, 1977). Остальные роды, и среди них такие общепризнанно трудные, как *Muscari* Mill., *Ornithogalum* L., *Tulipa* L., вынужден был обработать сам Rechinger, хотя он никогда не занимался обстоятельно изучением лилейных. Осложняющим обстоятельством явилось и то, что Wendelbo успел определить лишь меньшую часть собранного им и его сотрудниками гербария. Ввиду этого следует рассматривать обработки Rechinger как предварительный обзор видового состава этих родов на территории «Flora Iranica».

Выпуск начинается с перечня подсемейств и родов сем. *Liliaceae* и ключа для определения родов, составленного Wendelbo.

Подсем. *Lilioideae* включает 7 родов. Роды *Gagea* (48 видов в 2 подродах), *Lloydia* Reichenb. (1 вид), *Lilium* L. (2 вида), *Notholirion* (2 вида), *Fritillaria* (17 видов в 4 подродах), *Erythronium* L. (1 вид). В роде *Tulipa* приводится

---

[1] Работы, включенные в библиографию выпуска, в списке литературы к рецензии не приведены.

34 вида, относящихся к 2 секциям и расположенных по системе A. D. Hall (1940). Отмечено, что иранские виды распадаются на две группы: западную (персидско-иракские виды, их 14) и восточную (хорасан-афганистан-пакистанские виды, их 18). Следует заметить, что *T. humilis* Herbert отсутствует в АзССР, а *T. schrenkii* Regel ошибочно приводится вместо *T. armena* Boiss. Первый — вид степной, который южнее Предкавказья и северо-западного Кавказа не заходит, второй — встречается в горах Анатолии и Сев.-Зап. Ирана, что подтверждается образцом в Гербарии LE: *T. armena* Boiss. Persia, distr. Salmas, p. Deliman № 31. Szovits. Det. P. Wendelbo, 1979.

Подсем. *Scilloideae* объединяет 10 родов: *Urginea* Steinh. (1 вид), *Dipcadi* (2 вида), *Scilla* (19 видов; отмечается, что эта обработка является по существу выдержкой из работы Speta (1980); дан conspectus gregum et specierum), *Ornithogalum* (17 видов в 3 подродах; не отмечено, что *O. sintenisii* есть и в АзССР), *Puschkinia* Adams (1 вид), *Hyacinthus* (3 вида), *Hyacinthella* (3 вида), *Alrawia* (2 вида), *Muscari* (7 видов в 2 подродах) и *Bellevalia* (23 вида; в предисловии даны ценные указания об особенностях видов этого таксономически трудного рода).

Подсем. *Asparagoideae* включает 5 родов: *Asparagus* (12 видов в 2 подродах; отмечается, что по многим основаниям эта обработка носит предварительный характер), *Danaë* (1 вид), *Ruscus* (1 вид), *Polygonatum* (7 видов), *Trillium* (1 вид).

Подсем. *Smilacoideae* с 1 родом *Smilax* L. (4 вида).

По общему числу видов и числу эндемиков во «Flora Iranica» по сравнению с «Флорой Турции» (см.: P. H. Davis et al., 1988, Fl. Turk., 10) на первое место выходят другие роды. Это *Bellevalia* (общее число — 23 вида, из них 12 эндемичных), *Scilla* (19 и 10), *Hyacinthus* (3 и 2), *Alrawia* (2 и 1), *Fritillaria* (21 и 9), *Ornithogalum* (17 и 6), *Tulipa* (34 и 11), *Gagea* (48 и 8). Интересно указание для территории «Flora Iranica» *Scilla monanthos* C. Koch и *Erythronium caucasicum* Woronow, считавшихся ранее колхидскими видами.

Выпуск заканчивается Index nominum Liliacearum, за которым следуют 180 таблиц, из них 172 — это черно-белые фотографии гербарных образцов с указанием коллектора и гербарного номера, а остальные 8 являются репродукциями цветных слайдов (из 32), сделанных P. Wendelbo.

P. Wendelbo, работая над лилейными для этого выпуска, намеревался вторично приехать на длительное время в Ленинград и на Кавказ, чтобы использовать в своих обработках материалы LE, TBI, ERE. Но этому помешала его внезапная кончина. Проф. Rechinger счел своим долгом взять на себя труд по подготовке настоящего выпуска к печати. Он сделал все, что было в его силах, и мы должны быть ему глубоко благодарны за эту работу. Рассматриваемый выпуск будет иметь существенное значение для авторов готовящегося издания «Конспект флоры Кавказа» под ред. А. Л. Тахтаджяна.

Выход рецензируемого выпуска завершает публикации по сем. лилейных во «Флорах» стран Юго-Западной Азии (P. Mouterde, 1966, Nouv. Fl. Lib. Syr., 1; P. H. Davis, 1984, Fl. Turk., 8; C. Townsend, E. Guest, 1985, Fl. Iraq, 8; N. Feinbrun-Dothan, 1986, Fl. Palaest., 4 и др.). Использованная в них старая система лилейных теперь представляется уже архаичной и громоздкой по сравнению с современными системами. В силу различных причин многие роды в этих «Флорах» обрабатывали разные авторы, отсюда в родах *Tulipa, Ornithogalum* и др. имеет место различное понимание объема видов. На этом фоне особенно выигрывают обработки монографов P. Wendelbo, P. Davis и D. Stuart. Благодаря монографическому изучению комплекса родов *Hyacinthus* s. l. P. Wendelbo довел до конца работу, начатую еще N. Feinbrun. Ему удалось найти четкие признаки разграничения родов *Hyacinthus, Hyacinthella, Alrawia, Bellevalia* и *Muscari*, некоторые виды которых неоправданно переносились из одного рода в другой.

Перечисленные выше «Флоры», вышедшие спустя 100-летие после завершения классической «Flora Orientalis» E. Boissier, сделанные с высоким профессионализмом и превосходно изданные, завершают собой труд ботаников нашего столетия.

Е. В. Мордак.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 8 II 1991

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (26)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 10

K. Lüning. Seaweeds. Their environment, biogeography and ecophysiology. — New York etc.: A Wiley-Interscience Publication, 1990. 527 p. (К. Лунинг. Макрофиты морей. Среда обитания, биогеография и экофизиология. 1990)

K. L. VINOGRADOVA, K. M. KHAILOV. *K. LUNING.* SEAWEEDS. THEIR ENVIRONMENT, BIOGEOGRAPHY AND ECOPHYSIOLOGY. 1990

В 1990 г. вышла в свет крупная сводка по биогеографии и экофизиологии морских водорослей-макрофитов профессора K. Lüning (Гамбург, Германия). Это английский вариант изданной на немецком языке в 1985 г. «Морской ботаники» («Meeresbotanik», Stuttgart). Перевод и переиздание книги на английском языке объясняется тем, что она сразу вызвала огромный интерес, и поэтому возникла необходимость сделать книгу доступной для наиболее широкого круга специалистов.

Книга, в которой внимание сконцентрировано на биогеографии морских водорослей, написана одним из ведущих в мире специалистов в области экофизиологии этих водорослей, в течение многих лет изучавшим влияние факторов среды, в первую очередь света и температуры, на рост, размножение и распределение водорослей. Опираясь на этот свой опыт и обобщив огромную литературу по биогеографии, флористике, систематике, палеогеографии, экологии, физиологии водорослей, Lüning дает широкую картину географического распространения водорослей, увязывая его с влиянием факторов среды. Именно это делает книгу интересной и полезной для морских биологов самых разных направлений — не только и не столько для биогеографов и флористов, сколько для экологов, экофизиологов, фитоценологов, студентов и многих других, т. е. для тех, кто не является специалистом в области биогеографии, но должен знать основы этой дисциплины применительно к своим исследованиям.

Структура книги соответствует ее главной идее. Книга состоит из двух основных частей. Первая часть, занимающая около $^3/_4$ общего объема, — биогеографическая — описывает распространение водорослей и структуру донной растительности, вторая — посвящена экофизиологии водорослей.

Существенную смысловую нагрузку несет «Введение» к первой части. В нем автор обсуждает принципы биогеографического районирования и вертикальной зональности океана, основы типологии жизненных форм и структуры сообществ, объясняет существующую терминологию, дает обзор классификационных схем. При выделении биогеографических регионов он опирается на классические зоогеографические схемы, исходя из работ фитогеографов, в первую очередь C. van den Hoek, обсуждает связь между термопатией видов и границами их распространения. Эта вводная часть дает информацию, необходимую для дальнейшего изложения материала, однако, к сожалению, не содержит глубокого анализа основ биогеографии и критического разбора существующих типологических схем, что было бы особенно интересно для специалистов в области морской биогеографии. При этом автор никак не упоминает разработок советской гидробиологической школы, которая, как известно, внесла существенный вклад в эту науку.

В следующих 4 главах первой части дается описание макрофитобентоса шельфа Мирового океана. Автор выделяет 4 крупных биогеографических региона: холодные и теплоумеренные районы северного полушария; Арктику; тропики; умеренные и полярные районы южного полушария. В этих главах можно найти изложение данных по палеогеографии и гидрологии, разбор существующих теорий, касающихся истории формирования и связей флор, данные по составу географических (в основном широтно-зональных) элементов флоры и фитогеографическому районированию, сведения о характере растительности и вертикальном распределении доминирующих и наиболее характерных видов и жизненных форм, заметки по таксономии отдельных групп водорослей. По этой схеме в пределах каждого региона описываются особенности макрофитобентоса входящих в него более мелких районов вплоть до отдельных пунктов побережья. Поскольку материал первой части излагается на основе синтеза литературной информации, характер приводимых сведений для каждого района определяется степенью и характером изученности фитобентоса в нем. Поэтому схема изложения выдерживается не всегда, данные, приводимые для одного района, могут отсутствовать применительно к другому. Это затрудняет сравнительное сопоставление материала и выявление общих закономерностей в распространении водорослей. С точки зрения специалиста-биогеографа, в биогеографическом разделе не достает последовательного флористического и хорологического анализов, однако это отнюдь не умаляет энциклопедического значения книги.

Раздел «Экофизиология макрофитов» — вторая сравнительно небольшая (25% всего текста) часть книги. Самая крупная глава этой части (44 с.) посвящена наиболее изученному внешнему фактору — свету. Подробно обсуждается общее и спектральное распределение подводной освещенности в эвфотической зоне: по типам вод, по вертикальным профилям, в сезонном аспекте. Параллельно приводятся данные по вертикальному распределению видов макрофитов и нижней (светолимитированной) границе их встречаемости. Вертикальное распределение видов комментируется автором с учетом данных о содержании фотосинтетических пигментов у зеленых, бурых и красных водорослей. Эти параграфы, безусловно, относятся к лучшим в разделе экофизиологии водорослей. Очень кратко рассмотрены количественные аспекты функционирования, связанные с ростом и фотосинтезом в условиях разной освещенности. Неоправданно большое внимание автор уделил далеко не самому удачному (из ряда имеющихся) уравнению, связывающему интенсивность роста с некоторыми внутренними и внешними факторами. Гораздо более интересен раздел о фотопериодизме и различных возбуждаемых светом реакциях растений. В этой области автор сам является одним из ведущих исследователей.

В главе «Температура, соленость и другие абиотические факторы» продолжается анализ регулирующих физиологические процессы внешних факторов. В основном обсуждается связь функционирования макрофитов с температурой и соленостью — двумя давно изучаемыми переменными, которым уже было посвящено несколько обзоров. К числу интересных следует отнести раздел о толерантности водорослей к низким и высоким температурам, в котором приводится много конкретных данных. Гораздо менее информативны параграфы, посвященные связи температуры с двумя важнейшими функциями — фотосинтезом и дыханием. Относительно хорошо изучен у водорослей, в том числе у макрофитов, вопрос о потреблении питательных веществ. К сожалению, ему посвящено всего две страницы, которые ни в коей мере не отражают состояние знаний в этой области. Также бегло упомянуто о движении воды как экофизиологическом факторе, внимание к которому в последние годы, как и количество публикаций, значительно возросло. В специальной главе рассмотрена пестрая по составу, но очень важная группа биотических факторов, действующих в эвфотической зоне. Интересно обсуждаются вопросы конкуренции и другие формы очевидных взаимоотношений между видами, включая выедание макрофитов растительноядными животными. Неочевидные (метаболические) взаимоотношения видов, заслуживающие серьезного внимания, в книге не упоминаются. Изложены вопросы эпифитирования, распределения на макрофитах эндозойных животных и паразитов. Как и в других разделах, здесь приводится обширная литература, к которой читатели могут обратиться для более подробного знакомства с обсуждаемой темой. Чрезвычайно важная с физиологической и экологической точек зрения группа вопросов, таких как стратегия выживания и роста, образование запасов пластических веществ, перенос ассимилятов в тканях и рост в темноте, освещена не пропорционально ее значению. Весьма кратко обсуждается связь роста и продуктивности макрофитов. Неясно, почему непосредственно относящийся к оценке продуктивности вопрос о потерях отмирающей массы и ее разложении выделен из раздела о продуктивности и излагается в самом конце книги, после сведений о коммерческом использовании водорослей. В целом экофизиологическая часть книги содержит много фактических данных, в том числе удачно собранных в таблицы, однако в основном это сведения о давно изучаемых внешних переменных, которые обсуждаются и другими авторами обзоров и монографий. На основании изложенных в книге материалов довольно трудно представить себе современные направления в экофизиологии макрофитов.

Список литературы включает около 2100 наименований. Их распределение по годам, как это обычно бывает, неравномерно. Работы, вышедшие в 1985—1990 гг., составляют 18% от всего списка, в 1980—1984 гг. — 35%, в 1975—1979 гг. — 25%, в 1970—1974 гг. — 15%, в 1965—1969 гг. — 2%, остальные — менее 1%. С большим сожалением следует заметить, что в книге нашли очень слабое отражение исследования советских морских биологов, особенно новейшие работы в области флористики, биогеографии и экофизиологии водорослей, что сделало данные по ряду разделов далеко не полными. Из общего числа цитированных работ только 2% (43 работы) принадлежат русскоязычным авторам. Этот факт служит тревожным признаком того, что вследствие существующего языкового барьера и замкнутости нашей науки ее теоретические и методические разработки неоправданно слабо ассимилируются зарубежной наукой и недостаточно влияют на мировой научный процесс.

В последнее время за рубежом резко возрос интерес к изучению водорослей, отражением чего является серия опубликованных крупных сводок по различным аспектам альгологии, в ряду которых достойное место занимает рецензируемая книга. Ценность ее для широкого круга альгологов заключается в богатейшей, собранной воедино информации об особенностях фитобентоса Мирового океана и экофизиологии водорослей, в объяснении многих особенностей географического распространения и вертикального распределения водорослей, в огромной библиографии, предпосланной каждому разделу и умело используемой при обсуждении материала, в прекрасной иллюстрированности многочисленными рисунками и фотографиями водорослей, графиками, картами, схемами. Несколько экземпляров книги, имеющихся сейчас в нашей стране сразу нашли многочисленных заинтересованных читателей. Это подтверждает полезность книги и делает злободневным вопрос о ее переводе на русский язык и издании в СССР.

К. Л. Виноградова, К. М. Хайлов.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград
Институт биологии южных морей АН УССР
Севастополь

Получено 27 V 1991

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (985) © Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 10

Влияние антропогенных факторов на флору и растительность Севера / Отв. ред. Г. М. Козубов. — Сыктывкар, 1990. 120 с. (Труды Коми научного центра УрО АН СССР, № 108).

O. V. REBRISTAYA. (*A REVIEW*). THE IMPACT OF ANTHROPOGENIC FACTORS ON THE FLORA AND VEGETATION OF THE NORTH. 1990

Ботаники Коми республики планомерно занимаются исследованиями флоры и растительности антропогенно трансформированных территорий. Их публикации с интересом принимаются ботаниками страны. В очередном сборнике опубликовано 10 статей, посвященных различным аспектам антропогенного воздействия и реакции растительности на последние.

Пять статей посвящены вопросам изменения флористического состава различных групп растений. В статье В. А. Мартыненко («Адвентивные растения таежной зоны Коми АССР») приводится анализ заносных видов. Целиком заносными видами представлены 5 семейств: *Typhaceae, Amaranthaceae, Resedaceae, Convolvulaceae, Cuscutaceae* и 50 родов сосудистых растений, всего 121 вид из 23 семейств. Среди адвентивных растений преобладают сорные, часть которых значительно расширила свой ареал за последние десятилетия. Особую опасность вызывает появление карантинных сорняков, таких как *Acroptilon repens, Ambrosia artemisiifolia, Cuscuta europaea.* Занос адвентивных видов происходит в основном из степных и лесостепных районов, около $^1/_3$ являются полизональными, из других районов таежной области в Коми проникло около 15 видов, и всего 2 вида — *Senecio congestus* и *Rumex graminifolius* — с Севера, из тундровых районов.

Синантропизация флоры происходит достаточно быстро; вызывает опасение частичная смена аборигенных видов адвентивными. В тундровых районах (Б. И. Груздев. «Синантропная флора побережья Восточно-европейских тундр») из 169 видов синантропной флоры адвентивных чуть более 20, остальные — представители местной флоры, апофиты. Чем севернее расположено место исследования, тем меньше заносных видов на антропогенных местообитаниях, и в окрестностях пос. Варандей синантропная флора полностью состоит из апофитов. Автор обращает внимание на существенное обеднение генофонда при смене естественных сообществ антропогенными.

Закономерностям распространения сорно-полевых растений посвящена статья Е. В. Шляковой («Сорно-полевые растения Коми АССР и закономерности их распространения»). Обстоятельно разбирая состав сорно-полевых растений по всей территории Коми республики, Шлякова характеризует их набор по подзонам, приурочивая к определенным группировкам (посевам многолетних трав, горохово-овсяной смеси, яровых и озимых зерновых и т. д.). Автором выявлено 154 сорно-полевых растения. Обращает на себя внимание большой процент многолетников (более половины всех сорных видов), что связано с расширением посевов многолетних трав под покров ячменя. Многолетние растения резко усилили засоренность полей и затруднили борьбу с сорняками.

Впервые для антропогенных местообитаний Коми АССР составлен список мохообразных (Г. В. Железнова. «Мохообразные антропогенных местообитаний в Коми АССР»). Автор в табличной форме приводит список видов печеночных и листостебельных мхов (103 вида) по выделенным ею 6 типам местообитаний: обочины, канавы, насыпи, пастбища, кострища, сорные места. Выявлены различия как в наборе видов на различных местообитаниях (наиболее богаты видами канавы, рвы, наименее активно заселяются мохообразными склоны с подвижным, часто сухим субстратом), так и в зависимости от их широтного положения.

В целом на антропогенных местообитаниях формируются на начальных стадиях специфические группировки мохообразных с преобладанием органофобных видов.

Видовой состав диатомовых водорослей (63 таксона) приведен в статье А. С. Стениной «Диатомовые водоросли в водоемах на территории Воркутинского промышленного комплекса». В зависимости от состояния водоема (текучесть вод, степень загрязнения) меняется видовой состав и обилие диатомей, появляются аномалии в их строении. Автор приводит подробные данные об особенностях функционирования сообществ диатомовых водорослей в различных антропогенных условиях. Ее материалы могут быть использованы при оценке загрязнения, при мониторинге водоемов.

Вторую группу статей составляют работы, посвященные динамике растительности на антропогенных местообитаниях. В статье С. В. Дегтевой «Начальные стадии сингенеза растительности на промышленных отвалах Кожимского месторождения, Приполярный Урал» показано, что восстановление растительности на первых этапах протекает очень медленно, в течение 5—7 лет сохраняются несомкнутые ценозы, и скорость зарастания, и набор видов во многом зависят от наличия мелкозема в субстрате отвалов. В статье Н. А. Рыжовой «Динамика напочвенного яруса среднетаежных лесов под влиянием рубок» на основе характеристики нижнего (травяно-мохового) яруса дается описание различных вторичных сообществ, возникающих после рубок. Сравнение с исходным типом леса показало, что растительность вырубок можно объединить в 2 группы: с резкими (луговиковые, кипрейные, малинниковые вырубки) или с незначительными (лишайниковые, долгомошные, сфагновые, крупнотравные вырубки) изменениями нижнего яруса. Автор отмечает усиление мозаичности покрова и во многих случаях активное возобновление березы, что приводит к усложнению горизонтальной структуры с изменением обилия видов, а в ряде случаев и видового состава.

Динамике растительного покрова при осушении торфяников посвящена статья Р. Н. Алексеевой и В. В. Пахучего «Особенности растительного покрова и стратиграфия осушенного торфяника, бассейн реки Вымь». Авторы приводят описание растительности с таксационными данными после 9-летнего режима осушения. Изучение стратиграфии торфяных залежей и сопоставление с растительностью показало, что при идентичности торфяных залежей не наблюдалось различий в растительном покрове.

Заключают сборник 2 статьи, относящиеся к проблеме мониторинга. В. Я. Костяев и Е. Н. Маковкина («Азотфиксирующие лишайники на территории Воркутинского промышленного комплекса») обсуждают возможность использования лишайников в биологическом мониторинге. Ими изучено распределение азотфиксирующих лишайников по экотопам, определены параметры суммарной азотфиксации и их изменения в зависимости от антропогенного воздействия. Н. И. Непомилуева («Об организации биологического мониторинга на охраняемых территориях Коми АССР») подробно излагает результаты контрольного обследования заказника Понъю-Заостренная. Охарактеризовано состояние растительности в 1987 г., описаны кедровые деревья и состояние подроста, учтены все экземпляры кедра по 2 трансектам. Радует вывод автора о хорошем состоянии подроста в одном из северных островков распространения кедра. К сожалению, автор, имея материалы геоботанического обследования этой территории (1964, 1968 гг.), не привел данных о динамике растительности в заказнике, нет выводов об изменении растительности за прошедшее 25-летие.

В статье приведена также карта расположения охраняемых территорий. Ботаниками Коми научного центра и в первую очередь самой Н. И. Непомилуевой ведется постоянное наблюдение над ботаническими охраняемыми объектами. Уже проведено контрольное обследование 20 заказников.

Вызывают большое огорчение факты неуважительного отношения к природоохранным законам со стороны промышленных и разведочных предприятий.

Ботаники Коми научного центра продолжают свою деятельность по сохранению живой природы. Их работы позволяют определить степень допустимой антропогенной нагрузки, прогнозировать развитие флоры и растительности при промышленном освоении территории. Публикация таких материалов очень своевременна и необходима биологам и географам широкого профиля.

О. В. Ребристая.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 27 V 1991

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 10

Л. И. Номоконов. Общая биогеоценология. — Ростов-на-Дону: Изд-во Ростов. гос. ун-та, 1989. 456 с. Т. 1000 экз. Ц. 4 р. 50 к.

V. D. LOPATIN. *L. I. NOMOKONOV.* GENERAL BIOGEOCOENOLOGY. 1989

В последние годы несколько упал интерес к биогеоценологии. Выход книги Л. И. Номоконова своевремен и несомненно повысит внимание к этой науке. После выхода «Основ биогеоценологии» Н. В. Дылиса в 1978 г. — это первая и гораздо более полная сводка знаний о биогеоценозах. В своей книге Номоконов четко разделяет биогеоценологию и экологию, каждая из которых имеет свой собственный предмет изучения, что им иллюстрируется на с. 23. Биокосные системы, к которым относится биогеоценоз, это не экосистемы, а ценосистемы и поэтому должны изучаться не экологией, а ценологией (биогеоценологией). В теоретическом отношении в книге излагаются взгляды на фитоценологию и биогеоценологию, преобладающие в русской науке и представляющие дальнейшее развитие идей В. Н. Сукачева. Это не нравится представителям школы Б. М. Миркина, которые (Миркин — «Журнал общей биологии», № 4. 1990; Г. С. Розенберг — «Биологические науки», № 5. 1990) объявляют ошибочным все, что отступает от их представлений, хотя по существу это не ошибка, а просто другое, иначе обоснованное мнение. Во многих теоретических спорах невозможно получить совершенно исчерпывающие доказательства своей правоты ни той, ни другой стороне, поэтому нельзя один взгляд объявлять абсолютно верным, а другой ошибочным, и тем более гневаться на ученого, имеющего другие взгляды. Меня крайне удивляют сердитые и некорректные рецензии Розенберга и Миркина на рассматриваемую книгу, причем последний допускает в адрес автора оскорбительные выпады, что не делает чести ни указанному рецензенту, ни редакции «Журнала общей биологии».

«Общая биогеоценология» в значительной мере носит обзорный характер, в ней много ссылок на источники. Рассматриваемые положения постоянно дискутируются. До читателя автор доносит разные точки зрения. В связи с этим изложение несколько растянуто, но все это искупается огромным и разносторонним, умело обобщенным материалом из разных областей знаний. Детальное ознакомление с книгой показывает, что, пожалуй, прав ее редактор И. Х. Блюменталь, утверждающий, что она «имеет и мировоззренческое значение, а поэтому полезна для всякого культурного человека», а тем более для ботаника.

Объем рецензируемой книги 30 печ. л. Она состоит из 11 глав. Есть большой список литературы и предметный указатель. В 1-й главе обсуждаются этапы развития биогеоценологических идей, их возникновение в СССР и за рубежом. Дается понятие экосистемы, научное и народно-хозяйственное значение биогеоценологии. В следующей главе — «Биогеоценология и ее объект» — излагается содержание биогеоценологии как науки, обсуждаются вопросы непрерывности и дискретности биогеоценотического покрова, границы биогеоценозов и ценокомплексов видовых популяций, биогеоценоз как система и взаимосвязь его компонентов, современное представление о биосфере Вернадского, типах ее строения.

Главы 3-я и 4-я посвящены живым компонентам биогеоценоза и их функциональной деятельности, а глава 5-я — косным компонентам биогеоценоза. Далее в главе 6-й обсуждается взаимосвязь биологических и биокосных систем со средой, в том числе с социально-производственными факторами среды. В главе 7-й, посвященной структурно-функциональной организации биогеоценоза, рассматриваются типы взаимоотношений между ценопопуляциями и живыми компонентами биогеоценоза, пищевые цепи и сети, понятие о консорциях, их классификация и изменение во времени, морфологическое строение биогеоценоза, вертикальное и горизонтальное расчленение его на структурные части. В главе 8-й приводятся сведения о материально-энергетическом обмене и функционировании биогеоценоза, типах биологического круговорота, специфике использования солнечной энергии, ходе обмена веществ, роли живых компонентов в функционировании биогеоценоза. В конце главы говорится о биогеоценозах и биосфере как саморегулирующихся системах.

В главе 9-й «Классификация биоценозов и биогеоценозов и территориальное подразделение биогеосферы» обсуждаются принципы классификации биогеоценозов и других природных систем, предложенные Сочавой, Долухановым, Сукачевым, Дылисом, Бялловичем, Титовым и другими авторами. В конце главы Номоконов приводит собственную схему разделения биогеоценотической оболочки земли. Им выделяются следующие мегатипы: 1) мегатип континентальных биогеоценозов и биогидроценозов, 2) морских и океанических биогидроценозов, 3) подземных биогеоценозов, 4) культурных биогеоценозов и биогидроценозов. Мегатипы подразделяются на геобиомы или гидробиомы. Наземные биомы расчленяются на биогеоценотические области, зоны и провинции. Поясним подразделения на геобиомы третьего мегатипа, поскольку он необычен. К нему относятся: 1) подземный геогидробиом с одним или несколькими потоками воды, нефти, газов до глубины 1—12 км, 2) пещерный геобиом, 3) подземно-подледный геобиом у раздела ледник—литосфера. В пределах мегатипа культурных ценозов выделяются следующие 4 геобиома: 1) наземно-лесной, 2) наземно-сельскохозяйственный, 3) садово-парково-тепличный, 4) прудово-рисово-чековый мелководный гидробиом и другие.

В пределах топологического порядка биогеоценотический покров подразделяется на соподчиненные единицы: биорегион, биогеомассив, биогеосистема. Биорегион соответствует георастительной системе Титова и охватывает водосборные бассейны рек. В конце главы приводится территориальное подразделение биосферы зарубежными экологами.

Пожалуй, наиболее интересно написана глава 10-я «Становление и динамика биогеоценозов и эволюция биогеоценозов и биосферы». Здесь разбираются вопросы сингенеза, эндо- и экзогенеза, теория климакса, филогенез и закономерности развития растительности и биогеосферы. Немало места уделено современным представлениям о сопряженном характере эволюции всех форм жизни на земле, становлению и эволюции биокосных систем, факторам и механизмам их органической эволюции.

В последней главе подробно и довольно полно характеризуются биогидроценозы как компоненты водной сферы жизни — биогидросферы. Охвачены как континентальные, так и океанические водоемы. Разобраны вопросы структурно-функциональной организации биогидроценозов, обмен веществ и энергии, вертикальная структура и другие стороны строения и жизни в водной среде.

В монографии Номоконова есть конечно и упущения, на которых я останавливаться не буду. В такой большой и сложной работе они неизбежны. Важно то, что его книга является солидной основой для дальнейшей разработки биогеоценологических идей. Биогеоценология — наука молодая и разработана главным образом русскими учеными, что хорошо отражено Номоконовым, тем не менее им в достаточной степени использована зарубежная литература. Об одном лишь приходится сожалеть, что книга Номоконова не имеет посвящения В. Н. Сукачеву.

В. Д. Лопатин.

Карельское отделение ВБО
Петрозаводск

Получено 25 III 1991

CONTENTS

Page

Averyanov L. V. The origin and some evolutional, biological and ecological features of the Orchids *(Orchidaceae)* 1345
Borisova I. V. On the concepts of «biomorph», «ecobiomorph» and «architectural model» 1360
Vishnyakova M. A. The ultrastructure of pollen grain in *Lonicera turczaninowii (Caprifoliaceae)* in the process of its maturation 1368
Shilova N. V. On the initiation and growth of leaves in some plants of the Polar Urals 1376

COMMUNICATIONS 1387

Pimenov M. G. *Ferulopsis*, a new genus of the *Umbelliferae* for the floras of Siberia and Mongolia 1387
Vinogradova V. M. *Ferulopsis mongolica (Apiaceae)*, what is it like? 1392
Kravetz E. A., Bannikova V. P. Morphological aspects of the wheat embryo growth *Triticum aestivum (Poaceae)* 1396
Melnik V. I. *Goodyera repens (Orchidaceae)* in the Ukraine 1402
Dubovik O. N., Mosyakin S. L. *Artemisia verlotiorum (Asteraceae)*, a new adventive species of the North Caucasus flora 1408
Vekhov N. V. Hydro- and hydatophytes of artificial reservoirs of urban landscapes of Vorkuta and its neighbourhood (the East of the Bolshezemelskaya tundra) 1411
Zhilyayev G. G. The ontomorphogenesis and seasonal development of *Petasites hybridus (Asteraceae)* in the Carpathians 1416
Basargin D. D. The continous variability of carpological features in populations of the species of the genus *Saussurea (Asteraceae)* in spurs of the Malyi Khingan (the Khabarovsk region) . . 1423
Vasilyev S. V., Mozalevsky V. G. The classification of the pine forests of the Ob river basin in its middle course 1432

FLORISTIC FINDINGS 1441

Gudzhinskas Z. A. The addition to the adventive flora in the Kaliningrad region. The *Poaceae* family 1441
Mosyakin S. L. *Rumex triangulivalvis (Polygonaceae)*, a new adventive species in the Ukrainian flora 1447
Nechaeva T. I. Floristic findings in the Amur river basin 1450

ANNIVERSARIES AND MEMORIAL DATES 1452

Polozhy A. V. To the centenary from birth of the Professor V. V. Reverdatto 1452

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 1454

Mordak E. V. *(A review)*. The flora of Iran. N 165. 1990 1454
Vinogradova K. L., Khailov K. M. *K. Luning.* Seaweeds. Their environment, biogeography and ecophysiology. 1990 1456
Rebristaya O. V. *(A review)*. The impact of anthropogenic factors on the flora and vegetation of the North. 1990 1459
Lopatin V. D. *L. I. Nomokonov.* General biogeocoenology. 1989 1461

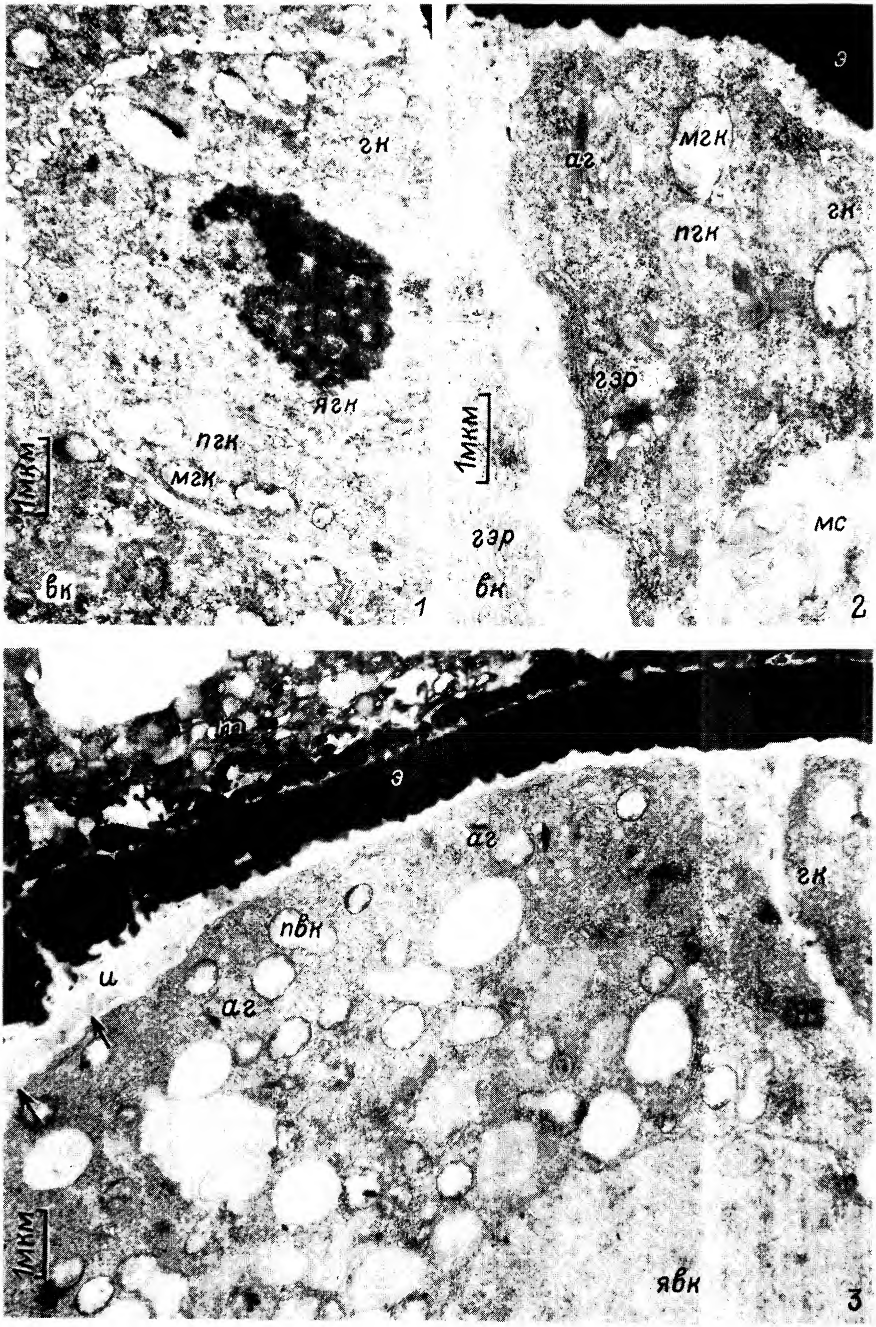


Таблица I. Пыльцевое зерно жимолости с генеративной клеткой, занимающей пристенное положение.

1 — генеративная клетка в процессе обособления, рвутся последние цитоплазматические мостики между протопластами генеративной и вегетативной клеток; *2* — создание оболочки генеративной клетки, начало автолиза ее цитоплазмы; *3* — начало образования интины в районе проростковой поры. *аг* — аппарат Гольджи, *вк* — вегетативная клетка, *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *и* — интина, *мгк* — митохондрия генеративной клетки, *мс* — миелиновая структура, *пвк* — пластида вегетативной клетки, *пгк* — пластида генеративной клетки, *т* — тапетум, *э* — экзина, *явк* — ядро вегетативной клетки, *ягк* — ядро генеративной клетки.

К с. 1370

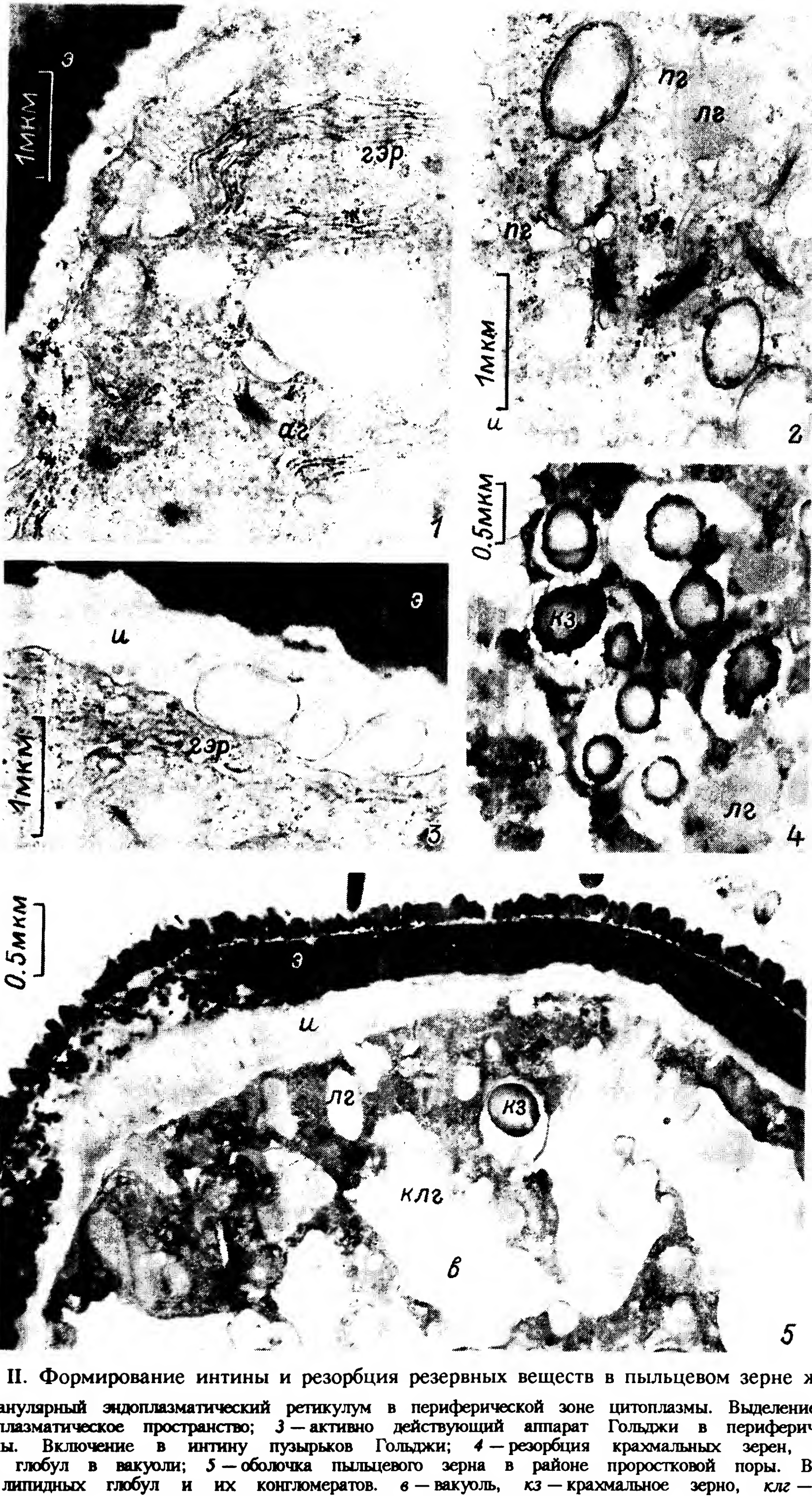


Таблица II. Формирование интины и резорбция резервных веществ в пыльцевом зерне жимолости.

1, *2* — гранулярный эндоплазматический ретикулум в периферической зоне цитоплазмы. Выделение пузырьков в экстраплазматическое пространство; *3* — активно действующий аппарат Гольджи в периферической зоне цитоплазмы. Включение в интину пузырьков Гольджи; *4* — резорбция крахмальных зерен, поступление липидных глобул в вакуоли; *5* — оболочка пыльцевого зерна в районе проростковой поры. Выделение в вакуоли липидных глобул и их конгломератов. *в* — вакуоль, *кз* — крахмальное зерно, *клг* — конгломерат липидных глобул, *лг* — липидная глобула, *пг* — пузырек Гольджи. Остальные обозначения такие же, как на табл. I.

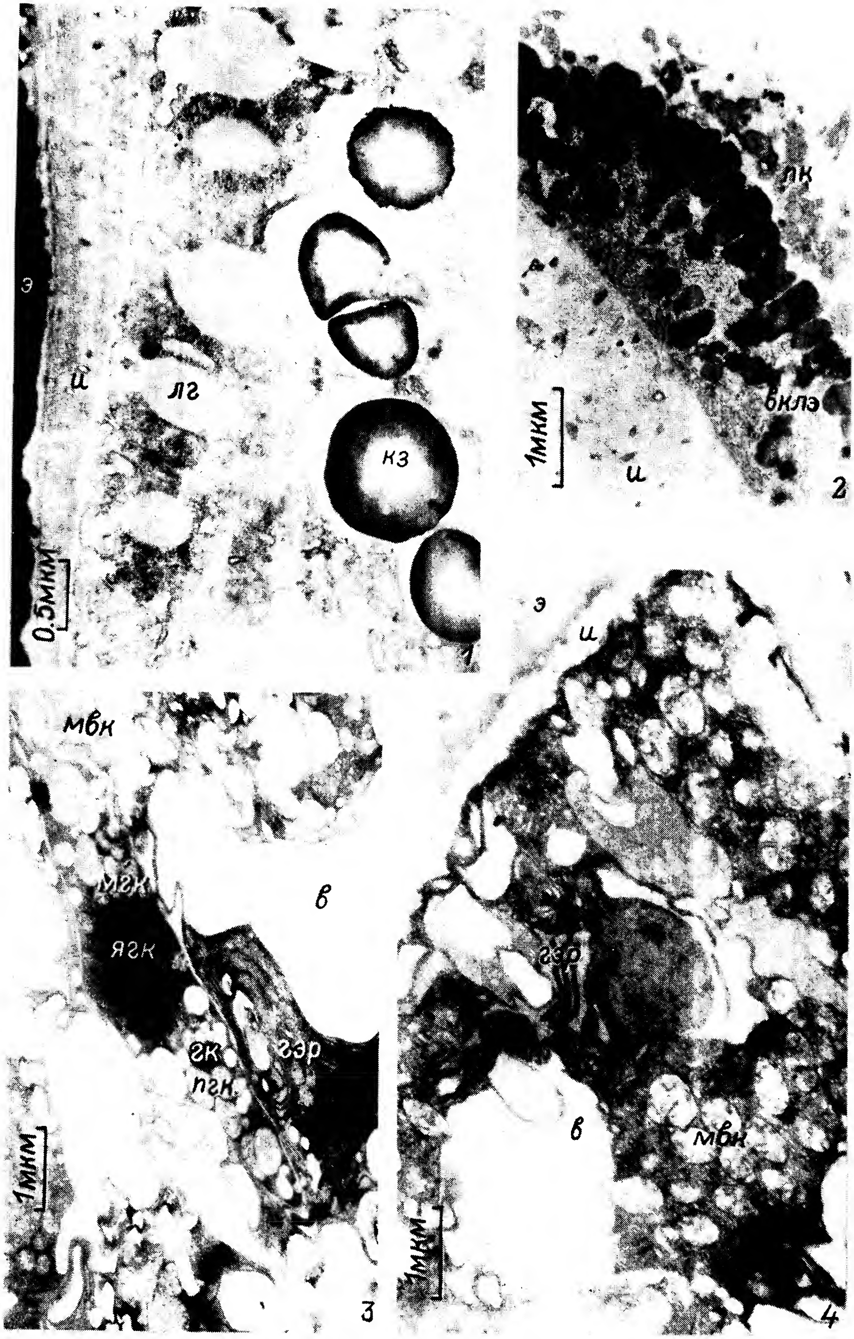


Таблица III. Завершение формирования интины и дегидратация пыльцевого зерна жимолости.

1 — поступление в интину пузырьков неустановленного происхождения. Липидные глобулы передвигаются к плазмалемме и вступают с ней в контакт; *2* — интина и экзина в районе проростковой поры; *3* — генеративная клетка в центре пыльцевого зерна. Ядро генеративной клетки в метафазе митоза; *4* — периферийная зона цитоплазмы дегидратированного пыльцевого зерна. *вклэ* — включения экзины, *мвк* — митохондрия вегетативной клетки, *пк* — полленкитт. Остальные обозначения такие же, как на табл. I, II.

К ст. Н. В. Шиловой, с. 1379

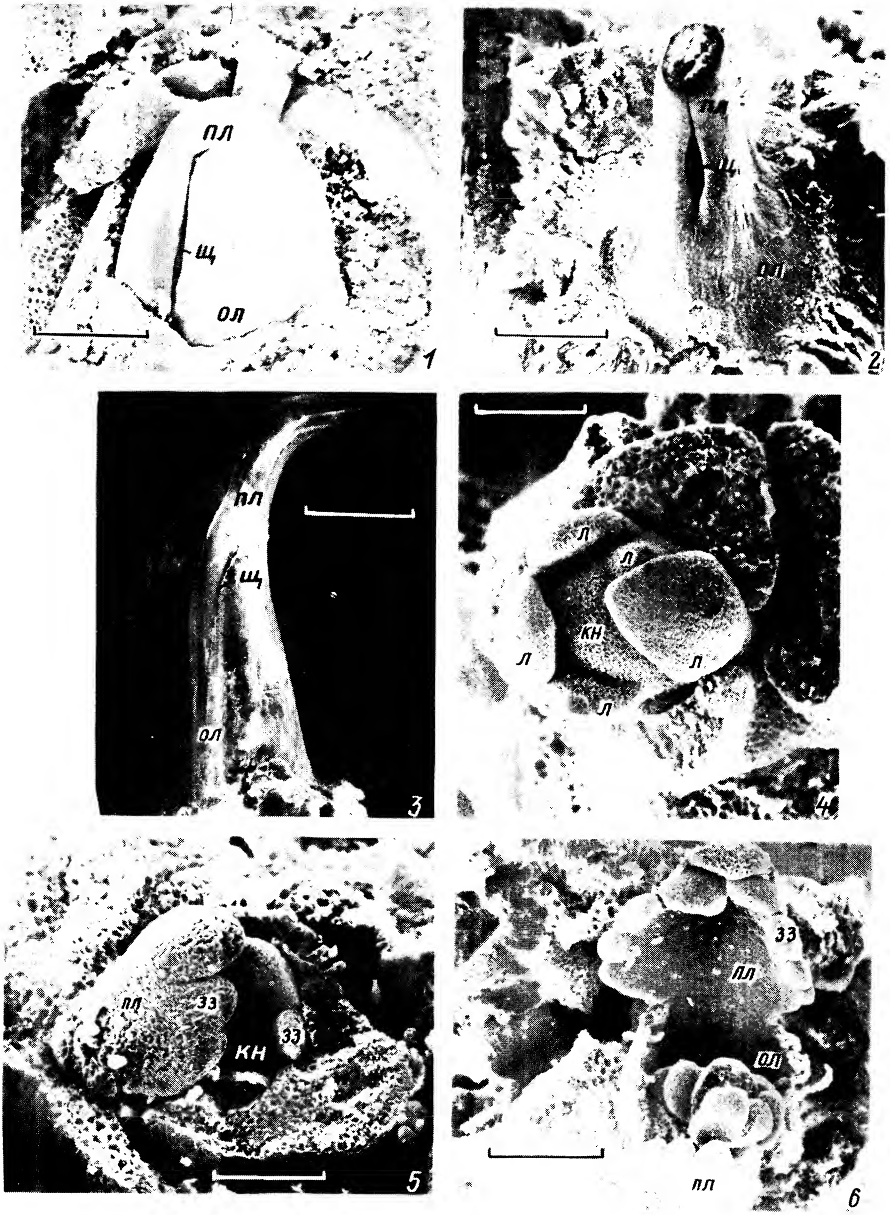


Таблица I. Ранние стадии развития листа и расположение листьев около конуса нарастания (СЭМ).

1—3 — *Lagotis glauca*; *4—6* — *Saxifraga nelsoniana*. *кн* — конус нарастания, *л* — листья верхнего цикла, *ол* — основание листа, *пл* — пластинка листа, *щ* — щель, *зз* — зачатки зубчиков или лопастей. Масштабная линейка: *1*, *6* — 180; *2* — 300; *3* — 900; *4*, *5* — 90 мкм.

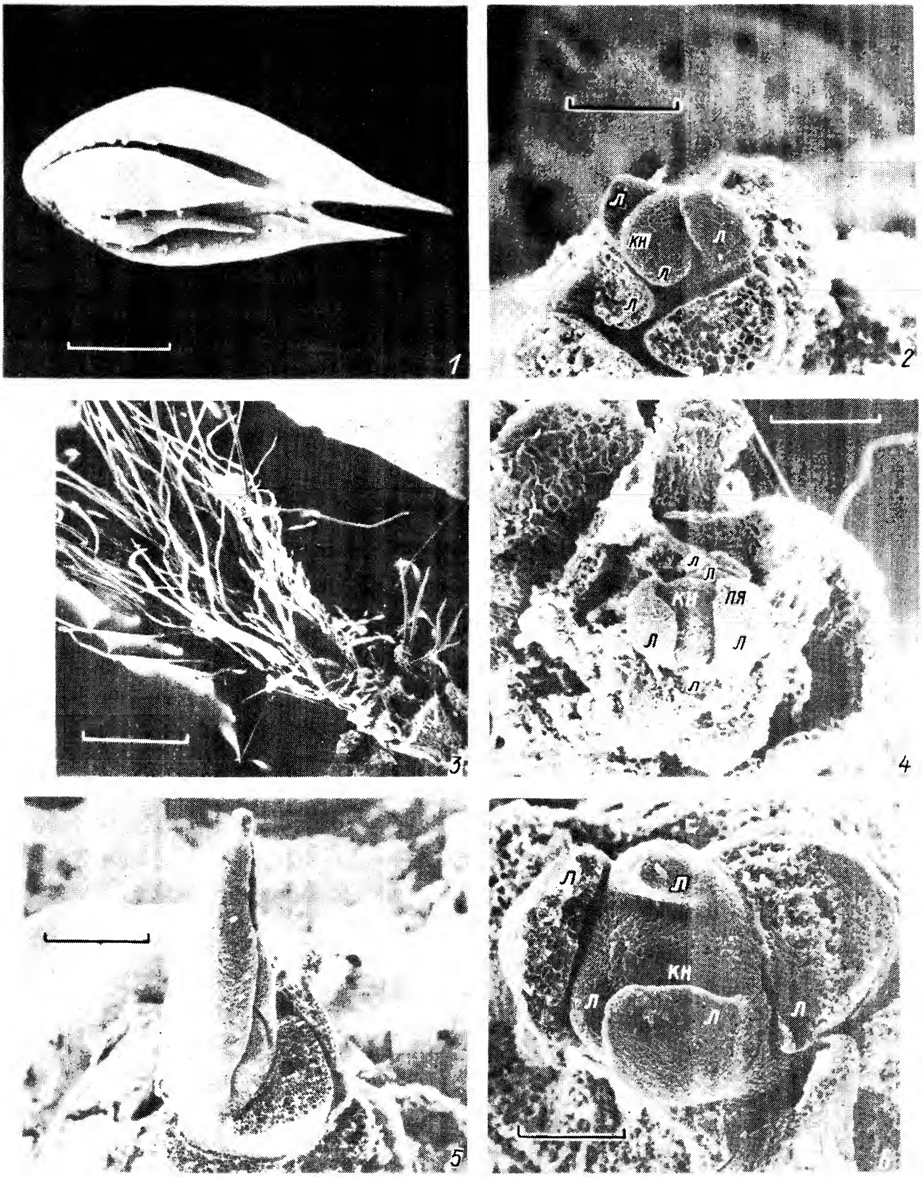


Таблица II. Ранние стадии развития листьев *Saxifraga bronchialis* (*1, 2*), *Eritrichium villosum* (*3, 4*) и *Pyrola minor* (*5, 6*).

Обозначения те же, что и на табл. I. Масштабная линейка: *1* — 230 мкм; *2, 4, 6* — 90; *3* — 450; *5* — 250 мкм.

К ст. В. М. Виноградовой, с. 1392

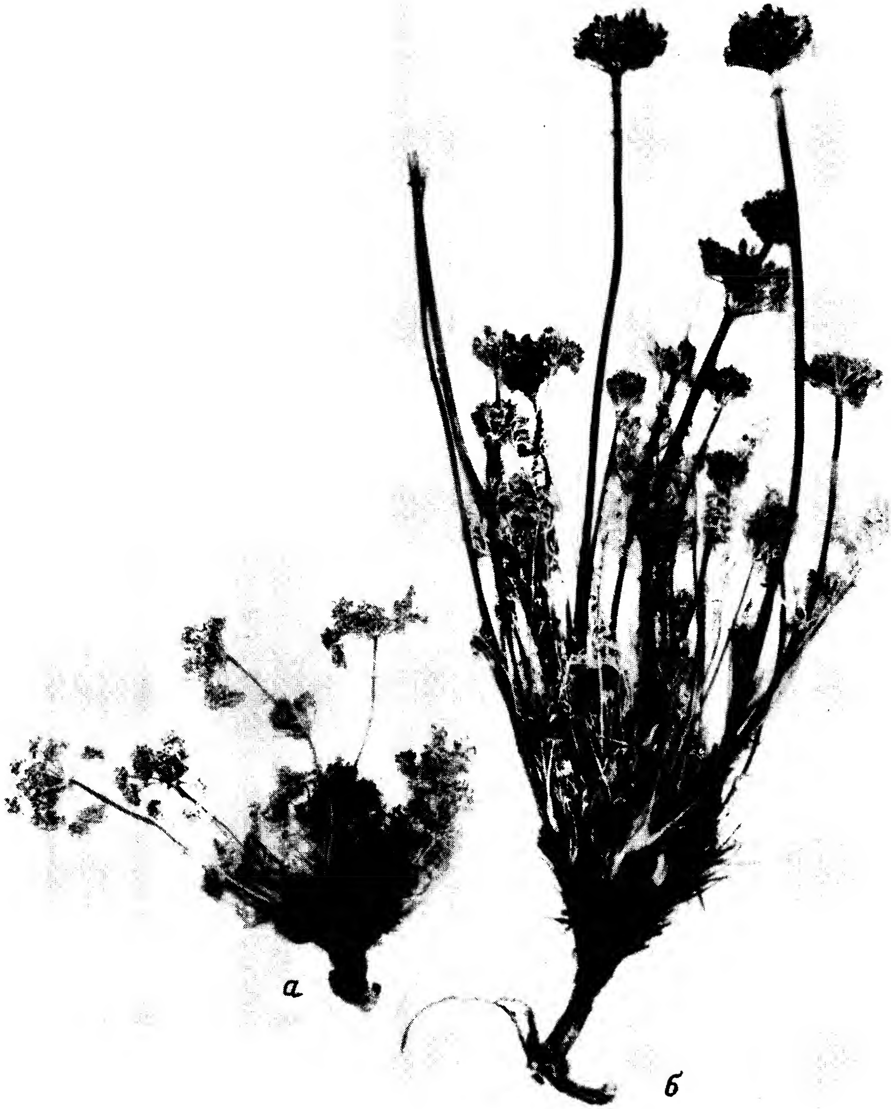


Таблица. *Peucedanum hystrix* с пролиферирующими соцветиями.

а — Центральный аймак, Унджул сомон, Средняя Халка, гора Баясгалант, на север от Унджула, разнотравная горная степь, 28 VI 1974, № 121, Н. Голубкова, У. Цогт; *б* — Кобдосский аймак в 20 км к юго-западу от сомона Уин-Гоби, склон южной экспозиции, разнотравно-житняково-тырсовое сообщество, 5 VIII 1979, № 508, З. Карамышева, И. Сумерина.

К ст. Е. А. Кравец, В. П. Банниковой, с. 1397

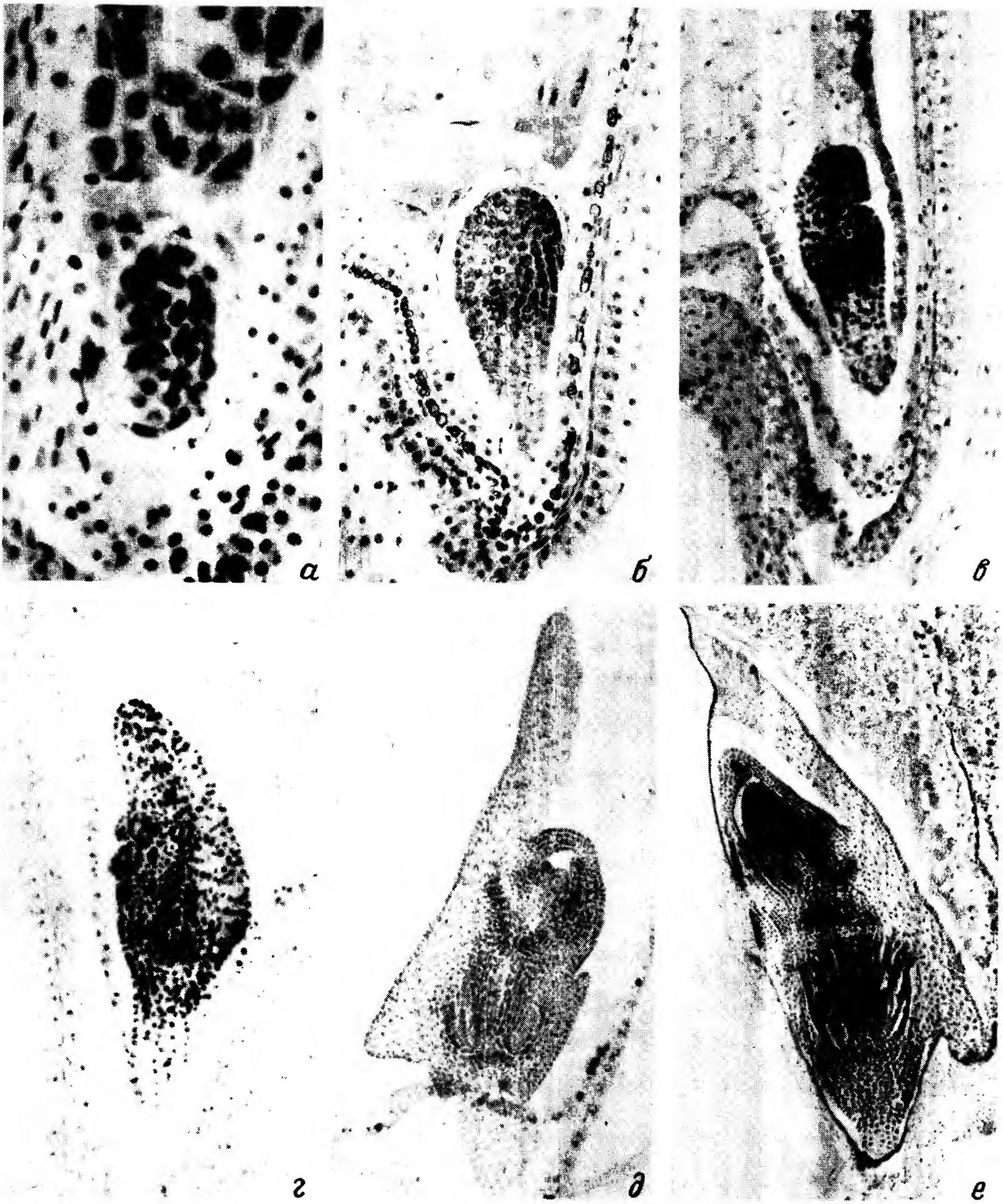


Таблица I. Зародыши пшеницы сорта Мечта 1 на разных стадиях эмбриогенеза.
а — 4, *б* — 6, *в* — 8, *г* — 10, *д* — 16, *е* — 18 сут после опыления.

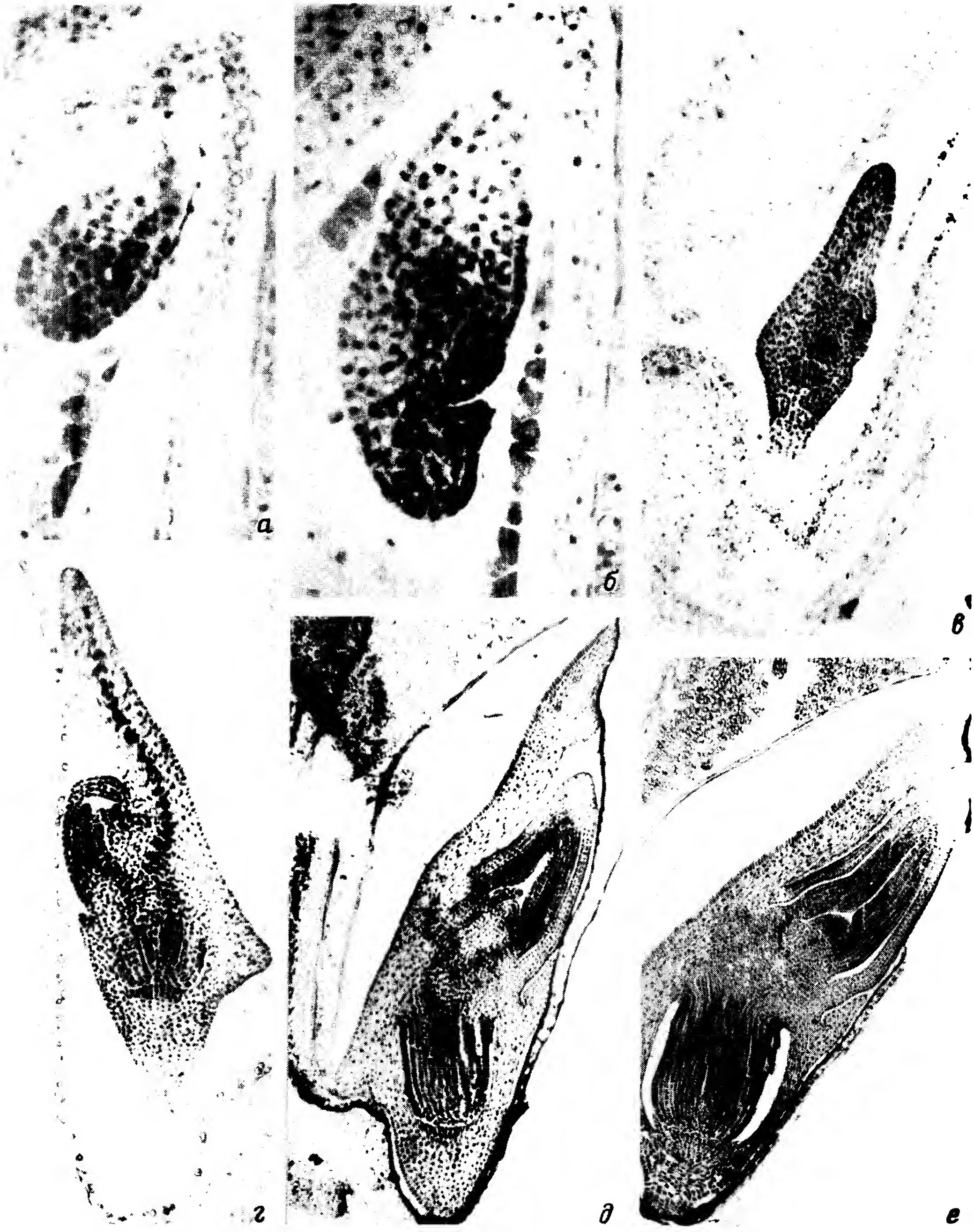


Таблица II. Зародыши пшеницы сорта Мироновская 808 на разных стадиях эмбриогенеза. *а* — 4; *б*, *в* — 6; *г* — 8; *д* — 10; *е* — 14 сут после опыления.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Аверьянов Л. В. Происхождение и некоторые особенности эволюции, биологии и экологии орхидных (*Orchidaceae*) 1345
Борисова И. В. О понятиях «биоморфа», «экобиоморфа» и «архитектурная модель» 1360
Вишнякова М. А. Ультраструктура пыльцевого зерна *Lonicera turczaninowii* (*Caprifoliaceae*) в процессе его созревания 1368
Шилова Н. В. О заложении и росте листьев у некоторых растений Полярного Урала . . . 1376

СООБЩЕНИЯ 1387

Пименов М. Г. *Ferulopsis* — новый род *Umbelliferae* для флор Сибири и Монголии 1387
Виноградова В. М. Что такое *Ferulopsis mongolica* (*Apiaceae*)? 1392
Кравец Е. А., Банникова В. П. Морфологические аспекты роста зародыша *Triticum aestivum* (*Poaceae*) 1396
Мельник В. И. *Goodyera repens* (*Orchidaceae*) на Украине 1402
Дубовик О. Н., Мосякин С. Л. *Artemisia verlotiorum* (*Asteraceae*) — новый адвентивный вид флоры Северного Кавказа 1408
Вехов Н. В. Гидро- и гидатофиты искусственных водоемов урбанизированных ландшафтов Воркуты и ее окрестностей (Восток Большеземельской тундры) 1411
Жиляев Г. Г. Онтоморфогенез и сезонное развитие *Petasites hybridus* (*Asteraceae*) в Карпатах 1416
Басаргин Д. Д. Непрерывная изменчивость карпологических признаков популяций видов рода *Saussurea* (*Asteraceae*) в отрогах Малого Хингана (Хабаровский край) 1423
Васильев С. В., Мозалевский В. Г. Классификация сосновых лесов Среднего Приобья . . . 1432

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 1441

Гуджинскас З. А. Дополнение к адвентивной флоре Калининградской области. Семейство *Poaceae* 1441
Мосякин С. Л. *Rumex triangulivalvis* (*Palygonaceae*) — новый адвентивный вид флоры Украины 1447
Нечаева Т. И. Флористические находки в бассейне реки Амур 1450

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 1452

Положий А. В. К 100-летию со дня рождения профессора В. В. Ревердатто 1452

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1454

Мордак Е. В. (*Рецензия*). Флора Ирана. № 165, 1990 1454
Виноградова К. Л., Хайлов К. М. *К. Лунинг*. Макрофиты морей. Среда обитания, биогеография и экофизиология. 1990 1456
Ребристая О. В. (*Рецензия*). Влияние антропогенных факторов на флору и растительность Севера. 1990 1459
Лопатин В. Д. *Л. И. Номоконов*. Общая биогеоценология. 1989 1461

2 р. 70 к.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1991. Т. 76. № 10. 1345—1464.